

Die Flechtengattung *Clauzadea*

B. MEYER

Zusammenfassung:

MEYER, B.: Die Flechtengattung *Clauzadea*. – Sendtnera 8: 85–154. 2002. ISSN 0944–0178.

In der Gattung *Clauzadea* sind saxicole Krustenflechten zusammengefaßt, die in älteren Systemen den Gattungen *Lecidea* beziehungsweise *Protoblastenia* zugeordnet waren. *Clauzadea* ist durch einheitlich braun pigmentierte Apothecien, unseptierte halonate Sporen, Asci mit amyloider Röhre im Tholus und conidiogene Hyphen vom Typ II (VOBIS 1980) mit apikaler und lateraler Abschnürung der Conidien charakterisiert. Flechtenstoffe werden nicht gebildet. Die Frage, ob es sich in der vorliegenden Fassung um eine monophyletische Einheit handelt, kann noch nicht abschließend beantwortet werden. Die systematische Stellung der Gattung wird diskutiert, bleibt aber solange unsicher, bis monographische Bearbeitungen weiterer Randgruppen, wie des Formenkreises um "*Lecidea*" *hypnorum* vorliegen. Außerdem sollte das Ergebnis molekularer Untersuchungen abgewartet werden, um die komplexen verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gattung weiter abzuklären. *Clauzadea* wird eine vermittelnde Position zwischen den Porpidiaceen und der "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe zugewiesen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt wird die Gattung formal in der Familie Porpidiaceae belassen. Der Beschreibung der Arten wird ein Bestimmungsschlüssel vorangestellt. Die wichtigsten Merkmale zur Unterscheidung der Arten sind die Ausbildung der Excipula, der Hypothecien und die Größe der Sporen. Innerhalb der Gattung werden vier Arten anerkannt: *C. monticola*, *C. chondrodes*, *C. immersa* und *C. metzleri*. *Clauzadea cyclisca* hat sich als Regenerationsform von *Clauzadea chondrodes* herausgestellt. Es werden 16 Taxa typifiziert: *Biatora ahlesii* Körb., *Biatora chondrodes* A.Massal., *Biatora cyclisca* A.Massal., *Biatora fuscorubens* Nyl., *Biatora ochracea* Hepp, *Lecidea advertens* Nyl., *Lecidea calcivora* A.Massal., *Lecidea delincta* Nyl., *Lecidea immersa* α *calcivora* Schaer., *Lecidea lapicida* var. *monticola* Ach., *Lecidea oolithina* Nyl., *Lecidea subacervata* Müll. Arg., *Lecidea sympathetica* Taylor, *Lecidea valentior* Nyl., *Sarcogyne chalcomaura* Norman, *Verrucaria immersa* Hoffm. Synonymisiert werden folgende Taxa, (die korrekten Namen stehen in Klammern): *Biatora cyclisca* A.Massal. (= *C. chondrodes*), *Biatora fuscorubens* Nyl. (= *C. monticola*), *Biatora ochracea* Hepp (= *C. monticola*), *Lecidea advertens* Nyl. (= *Lecidella carpathica* Körber), *Lecidea caementicola* Erichs. (= *C. monticola*), *Lecidea calcivora* A.Massal. (= *C. immersa*), *Lecidea concrescens* Magn. (= *C. monticola*), *Lecidea delincta* Nyl. (= "*Lecidea*" *ahlesii* (Körb.) Nyl.), *Lecidea fuscorubens* var. *goniophiloides* Vain. (= *C. monticola*), *Lecidea fuscorubens* var. *planata* Vain. (= *C. monticola*), *Lecidea immersa* α *calcivora* Schaer. (= *C. immersa*), *Lecidea oolithina* Nyl. (= *C. metzleri*), *Lecidea rubiginеоatra* Vain. (= *C. monticola*), *Lecidea savonensis* de Lesd. (= *C. chondrodes*), *Lecidea subacervata* Müll. Arg. (= *C. monticola*), *Lecidea sympathetica* Taylor (= *C. monticola*), *Lecidea valentior* Nyl. (= "*Lecidea*" *ahlesii* Körb. Nyl.), *Sarcogyne chalcomaura* Norman (= *C. monticola*). Folgende Taxa sind nomina nuda:

Lichen calcivorus Ehrh. (dieses Taxon wurde nicht veröffentlicht), *Lecidea subochracea* Nyl. (ohne Beschreibung veröffentlicht), *Oolithinia ochracea* M.Choisy & Werner (Gattung und Art wurden ohne Beschreibung veröffentlicht). *Clauzadea chondrodes* wird als neu für England und Schweden gemeldet. Erstmals werden *Clauzadea chondrodes* und *C. metzleri* in den USA nachgewiesen. Für die Südhemisphäre ist die Gattung mit je einer Aufsammlung von *Clauzadea monticola* aus Neuseeland und Chile erstmals belegt.

Summary:

The genus *Clauzadea* contains saxicolous, crustose lichens. Until recently these species were included in the genera *Lecidea* respectively *Protoblastenia*. The revised classification is based on the uniform brown pigmentation of the apothecia, nonseptate halonate spores and the occurrence of asci with an amyloid tube in the tholus. The type II conidiophores (VOBIS 1980) and the condition of apical and lateral conidiogenesis provide additional valuable characters for the delineation of the genus. Secondary compounds are lacking. The systematic position of the genus is discussed, but must remain uncertain until closely related groups are investigated, especially the species of the "*Lecidea*" *hypnorum*-group. Further investigation using molecular methods is needed to clarify its position. *Clauzadea* is assumed to be intermediate between the Porpidiaceae and the "*Lecidea*" *hypnorum* group. For now *Clauzadea* is kept in the family Porpidiaceae. A key to the treated taxa and a description of the species is given. Characters of prime importance for the delimitation of the species are the shape of the excipula, the hypothecia, and the spore size. Only four of the five published species of *Clauzadea* are recognized: *C. monticola*, *C. chondrodes*, *C. immersa* and *C. metzleri*. *Clauzadea cyclisca* is understood to be a regeneration form of *Clauzadea chondrodes*. 16 taxa are typified: *Biatora ahlesii* Körb., *Biatora chondrodes* A.Massal., *Biatora cyclisca* A.Massal., *Biatora fuscorubens* Nyl., *Biatora ochracea* Hepp, *Lecidea advertens* Nyl., *Lecidea calcivora* A.Massal., *Lecidea delincta* Nyl., *Lecidea immersa* α *calcivora* Schaer., *Lecidea lapicida* var. *monticola* Ach., *Lecidea oolithina* Nyl., *Lecidea subacervata* Müll. Arg., *Lecidea sympathetica* Taylor, *Lecidea valentior* Nyl., *Sarcogyne chalcomaura* Norman, *Verrucaria immersa* Hoffm. The following names are synonyms (correct names in parenthesis): *Biatora cyclisca* A.Massal. (= *C. chondrodes*), *Biatora fuscorubens* Nyl. (= *C. monticola*), *Biatora ochracea* Hepp (= *C. monticola*), *Lecidea advertens* Nyl. (= *Lecidella carpathica* Körber), *Lecidea caementicola* Erichs. (= *C. monticola*), *Lecidea calcivora* A.Massal. (= *C. immersa*), *Lecidea concretescens* Magn. (= *C. monticola*), *Lecidea delincta* Nyl. (= "*Lecidea*" *ahlesii* Körb. Nyl.), *Lecidea fuscorubens* var. *goniophiloides* Vain. (= *C. monticola*), *Lecidea fuscorubens* var. *planata* Vain. (= *C. monticola*), *Lecidea immersa* α *calcivora* Schaer. (= *C. immersa*), *Lecidea oolithina* Nyl. (= *C. metzleri*), *Lecidea rubigineoatra* Vain. (= *C. monticola*), *Lecidea savonensis* de Lesd. (= *C. chondrodes*), *Lecidea subacervata* Müll. Arg. (= *C. monticola*), *Lecidea sympathetica* Taylor (= *C. monticola*), *Lecidea valentior* Nyl. (= "*Lecidea*" *ahlesii* Körb. Nyl.), *Sarcogyne chalcomaura* Norman (= *C. monticola*). The following are nomina nuda: *Lichen calcivorus* Ehrh. (this taxon was not published), *Lecidea subochracea* Nyl. (published without description), *Oolithinia ochracea* M.Choisy & Werner (genera and species published without description). *Clauzadea chondrodes* is reported as a new record for Great Britain and Sweden. Like-wise *Clauzadea chondrodes* and *C. metzleri* are newly recorded in the USA. In the Southern hemisphere two specimens of *Clauzadea monticola*, from Chile and New Zealand represent the first records of this genus there.

Inhaltliche Gliederung

1. Einleitung

2. Material und Methoden

3. Die Merkmale

3.1. Morphologische Merkmale

3.1.1. Thallus

3.1.2. Apothecien

3.1.3. Excipulum

3.1.4. Hypothecium

3.1.5. Hymenium

3.1.6. Asci

3.1.7. Sporen

3.1.8. Pycniden

3.2. Chemische Merkmale

3.2.1. Flechtenstoffe und amyloide Reaktionen

3.2.2. Pigmente und Granula

3.3. Ökologie

3.4. Verbreitung

3.5. Parasiten

4. Systematische Stellung der Gattung *Clauzadea*

4.1. Wichtige Merkmale

4.2. Beziehungen zu den Porpidiaceen

4.3. Beziehungen zur "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe

4.3.1. "*Lecidea*" *delincta* Nyl.

4.3.2. "*Lecidea*" *ahlesii* (Körb.) Nyl.

4.4. Steht *Clauzadea* der "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe nahe?

5. Schlüssel

5.1. Schlüssel der Arten

5.2. Key to the species

6. Die Gattung

6.1. Gattungsgliederung

6.2. Die Arten

6.2.1. *Clauzadea monticola* (Ach.) Hafellner & Bellem.

6.2.2. *Clauzadea chondrodes* (A.Massal.) Clauzade & Cl.Roux

6.2.3. *Clauzadea immersa* (Hoffm.) Hafellner & Bellemère

6.2.4. *Clauzadea metzleri* (Körb.) Clauzade & Cl.Roux ex D.Hawksw.

6.3. Aus *Clauzadea* auszuschließende Arten

6.3.1. "*Lecidea*" *advertens* Nyl.

6.3.2. "*Lecidea*" *ahlesii* (Körb.) Nyl.

7. Literatur

1. Einleitung und Dank

Mit dieser monographischen Bearbeitung von *Clauzadea*, einer Gattung, die vier Arten weit verbreiteter Krustenflechten umfaßt, soll ein weiterer Beitrag zur Systematik der Flechten geleistet werden. Es ist dabei beabsichtigt, besonders floristisch tätigen Lichenologen ein klar umrissenes Bild der Arten zu vermitteln, die charakteristischen Merkmale der Gattung herauszuarbeiten und die systematische Stellung zu beleuchten.

Die alten Arten dieser Gattung sind immer wieder verschieden bewertet und von den Systematikern unterschiedlichen Gruppen zugeordnet worden. So sind sie bei KÖRBER (1860, 1861) auf drei Gattungen seines Systems verteilt: unter "stirps *Biatora ambiguae*" (*C. chondrodes* (A.Massal.) Clauzade & Cl.Roux und *C. metzleri* (Körb.) Clauzade & Cl.Roux), bei *Lecidella* unter "stirps *L. immersae*" (*C. immersa* (Hoffm.) Hafellner & Bellemère) sowie bei *Lecidea* "stirps *L. juranae*" (*C. monticola* (Ach.) Hafellner & Bellemère). Th. FRIES (1874) berücksichtigt nur drei der vier Arten und stellt *Lecidea fuscorubens* (Nyl.) Nyl. [= *C. monticola*] zur "stirps *Lecideae fuscae*", *Lecidea metzleri* (Körb.) Th.Fr. [= *C. metzleri*] und *L. immersa* (Hoffm.) Ach. [= *C. immersa*] hingegen zur "stirps *L. immersae*". STEINER (1901) gelingt ein entscheidender Schritt zur Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse. Er erkennt anhand von Conidienmerkmalen erstmals *C. monticola* und *C. immersa* als zusammengehörig. So bemerkt er mit Blick auf die Gattung "*Lecidea* im engeren Sinne (*Lecidea* und *Biatora*).....Die Fulcren in dieser großen Gattung sind im allgemeinen durchaus exobasidiale. Dagegen besitzen die Gruppe der *Lecidea rupestris* Ach. [= *Protoblastenia rupestris*].....*Lecidea fuscorubens* Nyl. [= *C. monticola*] mit ihren Varietäten und *Lecidea immersa* (Ach.) Kbr. [= *C. immersa*] echte endobasidiale Fulcren. Diese Formen wären also als eigene Section von den übrigen Arten zu trennen." Später ordnet er diese beiden Arten gemeinsam mit der heutigen *C. metzleri* der Gattung *Protoblastenia* zu (STEINER 1911, 1915). Dieser Vorgehensweise schloß sich ZAHLBRUCKNER (1930) konsequent an, indem er auch *Lecidea chondrodes* (A.Massal.) Malbr. zu *Protoblastenia* stellte. Auch CHOISY (1951), der als Vertreter eng gefaßter Gattungen bekannt ist, folgte diesem Konzept. Selbst bei OZENDA & CLAUZADE (1970) wird diese Gruppe noch unter *Protoblastenia* geführt, jedoch aufgrund der von den übrigen Arten abweichenden Farbe der Apothecien und der fehlenden Reaktion mit Kalilauge als eigene Einheit innerhalb dieser Gattung abgegrenzt. HAFELLNER (1984) gründet mit den zwei Arten *Lecidea monticola* und *Lecidea immersa* die neue Gattung *Clauzadea* und stellt sie in die ebenfalls neu beschriebene und durch Ascusmerkmale gekennzeichnete Familie Porpidiaceae. Doch die von STEINER festgestellten "endobasidialen Fulcren" wiesen der Gattung auch innerhalb dieser Familie eine Sonderstellung zu.

Meine Arbeit wurde durch die gesamte Infrastruktur, die mir durch die Botanische Staatssammlung München und dem Institut für Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität zur Verfügung stand, wesentlich gefördert. Von den Angehörigen dieser Institutionen habe ich vielfältige Unterstützung erhalten. Ich danke Herrn Priv.-Doz. Dr. P. Döbbeler für die anregenden Gespräche und Frau Dr. D. Triebel für die Hilfe bei der Bestimmung lichenicoler Pilze. Herr Dr. F. Schuhwerk gab mir mit seinen bedachten Einwänden zahlreiche Denkanstöße. Dankenswerterweise bestimmte Herr A. Beck durch Kultivierung den Photobionten einer Art und Herr T. Kasalicky führte mich mit großer Geduld in die Techniken molekularer Untersuchungen ein.

Ganz besonders möchte ich aber meinem Betreuer, Herrn Prof. Dr. Hannes Hertel danken für die große Geduld, mit der er meine Arbeit begleitet hat. Mit der steten Bereitschaft zur Diskussion, gepaart mit der langjährigen Erfahrung und dem umfangreichen Wissen auf dem Gebiet der Lichenologie hat er so manche Unklarheit beseitigt und die Aufmerksamkeit häufig in eine neue Richtung gelenkt. Ganz abgesehen von der Hilfe bei den alltäglichen Kleinigkeiten, wie beispielsweise dem Entziffern von Etiketten, der Lokalisation ungenauer Fundortsangaben und der Suche nach schwer zugänglicher Literatur.

Im Verlauf der Arbeit habe ich von vielen weiteren Seiten Unterstützung erhalten, für die

ich mich bedanken möchte, besonders bei den Konservatoren der Herbarien, die meine Ausleihwünsche stets umgehend erfüllten und mir das Material zu Verfügung stellten. Herr Prof. Dr. R. Santesson (Uppsala) half klärend durch die Erörterung komplizierter nomenklatorischer Probleme. Die offene Diskussion mit Herrn Dr. B.J. Coppins (Edinburgh) und die Kritik und Unterstützung von Herrn Prof. Dr. G. Rambold (Bayreuth) waren mir eine große Hilfe.

Meinem Mann danke ich für die Akzeptanz, die er meiner Arbeit entgegenbrachte und für seine ständige Bereitschaft, durch seine speziellen Fachkenntnisse meinen Computer stets den aktuellen Anforderungen anzupassen.

2. Material und Methoden

Aus den Herbarien BCC, GOET, GZU, HAL, H, H-Nyl, HBG, LI, M, MUB, NY, POLL, S, TU, TUR, W und dem Herbar Ullrich in Wernigerode (Nationalparkverwaltung Hochharz) wurde das gesamte vorhandene Material revidiert. Ausgesuchte Belege wurden aus BM, CANL, G, H-Ach, L, LE, MSC, O, UPS und VER bearbeitet.

Weiteres Material entstammt den privaten Sammlungen: Dr. A. APTROOT (Baarn), D. P. Diederich (Luxemburg), Dr. L. FRÖBERG (Lund), Dr. P. SCHOLZ (Halle), und Dr. R. TÜRK (Salzburg). Eigene Aufsammlungen, mit zwei Schwerpunkten aus dem Raum Göttingen, Südniedersachsen und der Umgebung von Verona sind in M hinterlegt.

Zur Untersuchung der Anatomie dienten Quetschpräparate und Mikrotomschnitte (12 µm), die in verschiedenen Medien untersucht wurden: Leitungswasser, K und LBB. Meßwerte beziehen sich immer auf Mikrotomschnitte, die mit LBB angefärbt wurden. Pycniden wurden an Schnitten von 9 µm Dicke in LBB untersucht. Um Pigmentreaktionen zu testen wurden K, HCl und N eingesetzt. Mit H₂SO₄ wurde Oxalat durch Umkristallisierung nachgewiesen und mit I die Amyloidität überprüft.

Die Beurteilung des Habitus erfolgte mit einem Stereomikroskop (Vergrößerungen: 6–, 10–, 20–, 40–, 70–fach), Habitusfotos wurden an einem Gerät der Firma Leica MZ 12 mit Fotoautomatik aufgenommen. Für die Untersuchungen zur Anatomie der Apothecien stand ein Leitz "Dialux 22" Mikroskop (Vergrößerung 16–, 250–, 400–, 500–, 1000–fach) mit Fotoautomatik zur Verfügung. Weitere Mikrofotos wurden mit einem Zeiss "Axioplan" Mikroskop mit Fotoautomatik (Vergrößerung bis 1000–fach) aufgenommen. Die Mikrotomschnitte wurden mit Hilfe eines Gefriermikrotoms, Leica "Jung Histoslide 2000" mit Frigomobil, hergestellt.

Meßwerte werden in folgender Reihung angegeben: absoluter Minimalwert – arithmetischer Mittelwert – absoluter Maximalwert. Den Angaben zur Apotheciengröße liegen die Messungen der größten Fruchtkörper einer Probe zugrunde. Sporengrößen wurden stets in Wasser an freiliegenden Sporen gemessen. Es wird jeweils gesondert vermerkt, ob sich die Werte auf Angaben mit oder ohne Perispor beziehen. Aus den Einzelmessungen der Sporen werden von jeder Probe Mittelwerte gebildet, aus denen dann ein gesamter Mittelwert errechnet wird. So gilt für die Meßwerte der Sporen folgende Reihung (kleinster Einzelwert) kleinster Mittelwert – mittlerer Mittelwert – größter Mittelwert (größter Einzelwert).

Die gemessenen Größen einzelner Bestandteile der Apothecien werden in einer schematischen Darstellung (Abb. 1) grafisch dargestellt. Als "Hymeniumhöhe" wird die Strecke vom Ascusfuß bis zur obersten Grenze des Apotheciums definiert. Als Epihymenium wird der Teilbereich des Hymeniums bezeichnet, der apikal durch Pigmenteinlagerungen abgrenzbar ist. Ein Subhymenium, als Grenzbereich zwischen dem Hymenium und dem Hypothecium, in dem verstärkt ascogene Hyphen angeordnet sind, ist dargestellt, innerhalb von *Clauzadea* aber nicht abgrenzbar. Auf Angaben der Hypotheciumhöhe wurde verzichtet. Dieser Teilbereich der Apothecien ist nur bei *C. monticola* verlässlich ansprechbar durch die Pigmentierung des umschließenden Excipulums, während bei den übrigen Arten eine derartige, kontrastreiche Begrenzung fehlt. Für das Excipulum werden zwei Messwerte angegeben. Die laterale Breite gibt den Wert für den Bereich neben dem Hymenium an, gemessen in waagerechter Richtung

auf der Höhe des äußersten Ascusfußes. Die senkrechte Messung der basalen Breite orientiert sich ebenfalls am äußersten Ascusfuß, ist jedoch, bedingt durch die Form des Excipulums, nach unten verschoben.

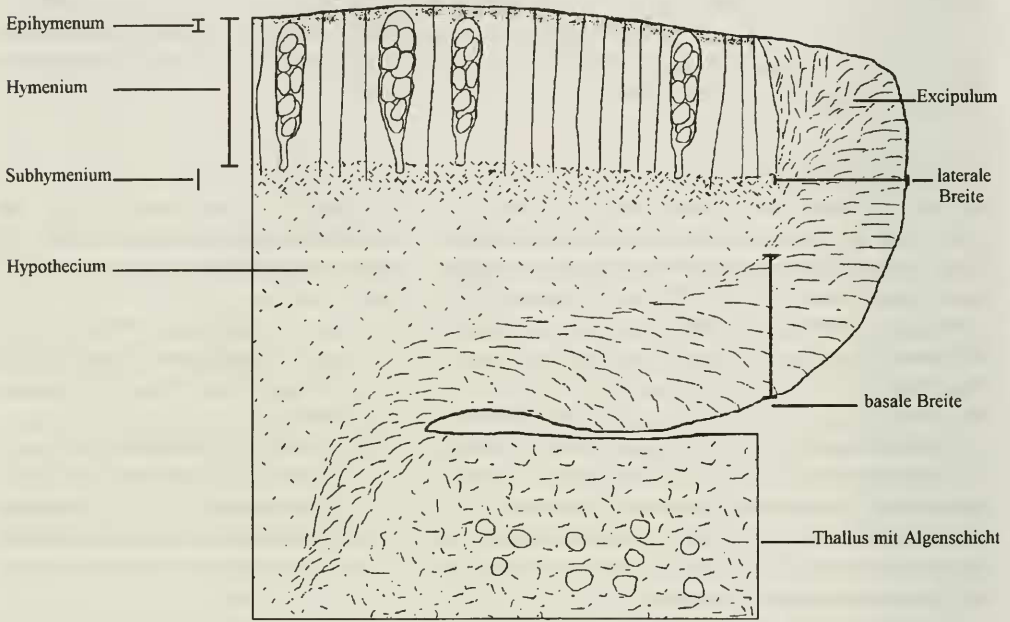


Abb. 1: Gemessene Größen im Bereich der Apothecien und die wichtigsten Termini. Längsschnitt durch ein Apothecium, schematisch.

Substanzen, die zur Untersuchung eingesetzt wurden, werden wie folgt abgekürzt: K = Kaliumhydroxid (wässrige Lösung 10%), C = Natriumhypochlorit (gesättigte wässrige Lösung), P = 1,4-Phenylendiamin (frisch zubereitete alkoholische Lösung), I = Lugol'sche Lösung (Merck 9261 Verdünnung 1:6), N = Salpetersäure (50%), LBB = Lactophenolbaumwollblau (Kirk et al. 2001: 332).

Dünnschichtchromatographie nach der Methode von CULBERSON & AMMANN (1979) diente zum Nachweis von Flechtenstoffen. Dazu wurden HPTLC-Fertigplatten, Kieselgel 60 F₂₅₄, 10×10 (Merck 6529) verwendet.

Die Sammeldaten werden (in exemplarischer Auswahl) in den Fundortlisten in der Reihenfolge zitiert: **Staat**, **Provinz**: Ort, Meereshöhe, Koordinaten, Datum, **Sammler** (**Sammelnummer**), Herbar. Die Angaben wurden nur verändert, wenn es zum Verständnis veralteter Bezeichnungen notwendig erschien. Das Substrat findet nur dann Erwähnung, wenn es von Kalken und anthropogenem Material abweicht. Diese Belege werden dann separat aufgeführt. Aufsammlungen mit gleichlautendem Etikettentext werden nur einmal zitiert. Auch solche, die in großer Zahl innerhalb eines eng begrenzten Gebietes gesammelt wurden (z.B. von F. ARNOLD im Raum Eichstätt), werden weitgehend zusammengefaßt.

Typusaufsammlungen werden mit vollständigem Etikettentext zitiert. Ergänzungen, teilweise dem Protolog entnommen, werden in eckige Klammern gesetzt.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen habe ich die Fundortsangaben mit Koordinaten ergänzt. Diese genügen in ihrer Genauigkeit den hier vorgelegten Verbreitungskarten, eignen sich aber nicht durchgehend für Karten anderen Maßstabs.

Zeitschriften werden nach LAWRENCE et al. (1968) und BRIDSON & SMITH (1991) zitiert, Einzelschriften nach STAFLEU & COWAN 1976–1988 und STAFLEU & MENNEGA 1992, 1993)

und Autorennamen von Taxa nach BRUMMITT & POWELL (1992) abgekürzt. Die Herbar-Akronyme folgen HOLMGREN et al. (1990) und die Bezeichnung der Pigmente MEYER & PRINTZEN (2000).

3. Die Merkmale

3.1. Morphologische und anatomische Merkmale

3.1.1. Thallus

Der Thallus ist bei allen Arten rein krustig entwickelt. Die Oberfläche ist gering pigmentiert und hebt sich meist nur schwach vom Substrat ab. Endo- und epilithische Wuchsformen kommen bei der Mehrzahl der Arten nebeneinander vor und sind fließend durch Übergänge verbunden. Besondere Strukturen auf der Thallusoberfläche, wie Isidien, Soredien oder Cephalodien werden nicht gebildet.

In wenigen Fällen kommt bei *C. monticola* eine chasmoendolithische Lebensweise vor (GOLUBIC et al. 1981). Die Hyphen und Algen sind dann vollständig in feinste Spalten des Substrats eingesenkt, die Apothecien scheinen dem Substrat direkt aufzusitzen. Ansätze, einen epilithischen Thallus auszubilden, können aber auch hier beobachtet werden. Auffällige Verfärbungen der Gesteinsoberfläche, wie sie HERTEL (1967) als "Caerulea-Form" beschrieb, waren nicht zu beobachten.

Wesentlich häufiger überzieht der Thallus die Substratoberfläche in Form eines lockeren, kaum organisierten Hyphengeflechts, stets an der Grenze zwischen endolithischer und epilithischer Lebensweise. Die Hyphen lösen das Substrat an und lagern das Produkt in Form von Oxalat an der Oberfläche ab, was sich durch Umkristallisation mit Schwefelsäure nachweisen läßt. Die Grenze zwischen Substrat und Thallus ist verwischt. In diesen diffusen Übergangsbereich sind die Algen regellos oder auch in Schichten eingelagert.

Die Ausbildung endolithischer Thalli, von GOLUBIC et al. (1981) als "euendolithische" Wuchsform bezeichnet, steht hier weniger in Zusammenhang mit der Zusammensetzung des Substrats, sie kommt sowohl auf weichen wie auch auf harten Kalken vor. Es scheint hier eher ein artspezifisches Phänomen zu sein. *C. immersa* und *C. metzleri* zeigen überwiegend diese Wuchsform, *C. monticola* dagegen wesentlich seltener und *C. chondrodes* bildet stets einen epilithischen Thallus aus.

Die endolithische Lebensweise bewirkt deutliche Unterschiede hinsichtlich der Stellung der Apothecien. Während diese bei *C. monticola* dem Substrat oder Thallus aufsitzen, sind sie bei den Arten, die überwiegend endolithische Thalli bilden, wie *C. immersa* in Gruben des Kalkgesteins nach Art vieler Verrucariaceen eingesenkt, oder Teilbereiche der Apothecien sind in das Substrat abgesenkt (*C. metzleri*).

Trotz des in Aufsicht scheinbar nur kümmerlich entwickelten epilithischen Thallus ist eine klare Zonierung festzustellen. Die Algen sind über einer kaum wahrnehmbaren Medulla in einer Schicht angeordnet, die nach oben von einer geschlossenen Lage aus lebenden Hyphenzellen abgedeckt ist. Die Oberfläche ist in trockenem Zustand rissig, schließt sich jedoch nach Anfeuchtung zu einer leicht unebenen durchgehenden Schicht (*C. monticola*). Ein abweichender Cortex-Typ findet sich bei *C. chondrodes*. Hier ist die Algenschicht durch eine Decke von fest miteinander verbackenen toten Hyphenzellen geschützt, die eine glatte, stets geschlossene Oberfläche zeigt. Die Bildung dieses, als Epinekralschicht bezeichneten Cortex-Typs ist wohl genetisch fixiert und von diagnostischem Wert (RAMBOLD 1989).

Der Thallus zeigt keine klare randliche Begrenzung. Ein Prothallus ist nicht erkennbar. Dunkle Linien als Abgrenzung gegenüber anderen Arten werden von *Clauzadea* nicht entwickelt. Die Thalli scheinen ineinanderzufließen und sind optisch nicht zu trennen (*Protoblastenia* spec., *Caloplaca* spec.). Andere Begleitarten (*Verrucaria* spec.) dagegen bilden ihrerseits begrenzende dunkle Prothalluslinien und heben sich auf diese Weise deutlich ab. Stoßen zwei Individuen von *C. immersa* aufeinander, so entsteht entlang der Berührungslinie

eine schmale Rinne, die von den aneinander grenzenden Thalli erzeugt wird. In diesem Grenzbereich werden in großer Zahl in charakteristischen Reihen angeordnete Pycniden gebildet. Von welchem der Individuen diese Pycniden gebildet werden, ist nicht festzustellen.

Die coccalen Grünalgen lassen sich an frisch gesammelten Proben als zur Gattungsgruppe *Trebouxia* gehörig bestimmen; für *C. metzleri* wird *T. excentrica* Archibald als Algenpartner angegeben (HILDRETH & AHMADJIAN 1981). Eine genauere Zuordnung ist nur über die Kultur dieser Algen möglich. Mit Frischmaterial von *C. monticola* aus der Garchingener Heide nördlich von München wurde eine solche Bestimmung von A. BECK, München, durchgeführt, der dabei *Asterochloris* spec. feststellen konnte. Dieses teilweise als Untereinheit von *Trebouxia* verstandene Taxon unterscheidet sich mikroskopisch im Wesentlichen durch die parietale Stellung des Chloroplasten während der Mitose, während für *Trebouxia* die zentrale Anordnung charakteristisch ist. FRIEDL (1996) unterscheidet entsprechend zwei Gattungen *Asterochloris* Tschermak-Woess und *Trebouxia* Puymaly. Neben molekularen und anatomischen Merkmalen spricht hier auch die hohe Selektivität des Mycobionten bei der Wahl des Photobionten für diese Aufspaltung. Innerhalb der Lecanorales ist *Trebouxia* hauptsächlich beschränkt auf die Lecanoriineae, während *Asterochloris* vorwiegend innerhalb der Cladoniineae auftritt (RAMBOLD et al. 1998).

Der Kontakt zwischen Pilzhypen und Algen wurde im Lichtmikroskop analysiert. Dabei konnten Haustorien nicht beobachtet werden, vielmehr sind die Algen häufig dicht knäuelartig von Hyphen umspannt.

3.1.2. Apothecien

Die Apothecien sind häufig sehr klein (0,2 mm), können aber bis zu 1,0 mm Durchmesser erreichen. Sie stehen teils einzeln, und sind dann im Umriss rund, teils in dichten Gruppen, wobei sie in dem Fall häufig durch gegenseitigen Druck eckig verformt sind. In trockenem Zustand ist der Rand stets schwarz, die Scheibe dunkelbraun, schwarzbraun, seltener schwarz. Während der Rand bei Anfeuchtung unverändert schwarz erscheint, verändert sich die Farbe der Scheibe in einer für die Gattung charakteristischen Weise. Sie schlägt um in ein Rotbraun, das entweder bleibend (*C. chondrodes*, *C. metzleri*, *C. immersa*) oder nur vorübergehend (*C. monticola*, *C. immersa*) sichtbar ist. Die vollständige Durchfeuchtung der stark pigmentierten Hypothecien bei *C. monticola* erfolgt mit einer geringen Zeitverzögerung, so daß die zunächst rotbraun erscheinende Scheibe nach kurzer Zeit schwarz erscheint.

Die Apothecien sitzen dem Thallus auf (*C. monticola*), sind ihm angepreßt (*C. metzleri*), halb eingesenkt (*C. chondrodes*, *C. immersa*) oder vollständig in das Kalkgestein abgesenkt (*C. immersa*). Sie können, ähnlich wie viele endolithische Verrucarien, Gruben im Substrat (*C. immersa*, *C. metzleri*) hinterlassen. Die Basis der Apothecien ist schwach verengt (*C. immersa*) oder stark verengt (*C. monticola*). Sie kann breit stielartig in das Substrat (*C. metzleri*) oder schmal stielartig in den Thallus (*C. chondrodes*) hineinragen. Der Rand ist schwarz, matt oder selten glänzend, glatt geformt und zumeist auch noch an alten Apothecien deutlich. Die stets unbereifte Scheibe ist matt und flach. Sie kann sich im Alter konvex aufwölben und verdrängt dann den Rand (*C. monticola*).

3.1.3. Excipulum

Leicht erkennbare Merkmale, wie die Pigmentierung oder der Besitz von Algen, haben dem Excipulum in der Flechtensystematik schon früh einen hohen Stellenwert eingeräumt. Trotzdem hat sich keine einheitliche Terminologie der Apothecienberandung eingebürgert. Ich greife den Vorschlag von LETROUIT-GALINOU (1968) auf und unterscheide ein Parathecium für eine schmale Bildungszone, die entlang dem Hymenium und Hypothecium verläuft und ein Amphithecium für die strahlig angeordneten Hyphen, die den größten Teil des Excipulums ausmachen. Die Unterscheidung dieser Zonen innerhalb des Excipulums ist nicht einfach, da sie optisch kaum voneinander zu trennen sind. Der Gebrauch dieser Begriffe erleichtert jedoch die Beschreibung des Excipulums. Die Verwendung des Ausdruck Excipulum pro-

prium nach HENSSEN & JAHNS (1974) setzt abgesicherte Ergebnisse ontogenetischer Untersuchungen voraus, die hier nicht erreicht werden konnten. Ergänzend untergliedere ich das Amphithecium in einen inneren Teil mit stark verzweigten und anastomisierenden, regellos angeordneten Excipularhyphen und einen äußeren Bereich mit überwiegend paralleler Anordnung der Hyphen. Mit dem Begriff Randsaum (HERTEL 1967) wird eine farblich abweichende, schmale randliche Zone des Excipulums bezeichnet.

Bei allen Arten der Gattung ist der Rand der Apothecien immer frei von Algen. Die Pigmentierung erstreckt sich auf das ganze Excipulum (*C. monticola*, *C. immersa*) oder umgibt mit einer breiten Randzone einen farblosen Innenbereich (*C. chondrodes*, *C. metzleri*, *C. immersa*). Der Randbereich ist stets braun und niemals grün gefärbt. Das Excipulum ist stets stärker pigmentiert als das Hypothecium. Die Hyphen sind stark verklebt. Die Endzellen der Excipularhyphen sind mehr oder weniger verdickt, bei *C. metzleri* blasig verdickt, und korrelieren in diesem Merkmal mit den apikalen Zellen der Paraphysen. Es lassen sich innerhalb von *Clauzadea* zwei unterschiedlich ausgebildete Bautypen der Excipula unterscheiden:

Das Excipulum von *C. monticola* gehört einem bei Flechten weit verbreiteten Bautyp an. Es ist basal und lateral gut entwickelt und umschließt sowohl das Hymenium als auch seitlich das Hypothecium. Die Excipularhyphen wachsen, vom Parathecium ausgehend in den inneren Bereich des Amphitheciums hinein. Diese Zone ist charakterisiert durch eine starke Verflechtung der Hyphen. Im äußeren Bereich sind die Excipularhyphen antiklin angeordnet.

Die übrigen Arten der Gattung zeigen ein abweichend gebautes Excipulum, das basal stark reduziert ist. Es umschließt nur das Hymenium, nicht aber das Hypothecium. Die parathecialen Hyphen laufen bei *C. chondrodes* saumartig am äußeren Rand des Hypotheciums herab, bei *C. metzleri* und *C. immersa* gehen sie scheinbar unvermittelt aus dem Hypothecium hervor. Die Excipularhyphen zeigen einen wirren Verlauf und sind im ganzen Excipulum regellos angeordnet und entsprechen damit dem inneren Teil des Amphitheciums bei *C. monticola*. Ein vergleichbarer äußerer Bereich des Amphitheciums ist nicht entwickelt.

Die Ausbildung dieser zwei unterschiedlichen Bautypen sollte im Zusammenhang mit der Anheftung der Apothecien gesehen werden. Bei aufsitzender Anordnung besteht die Notwendigkeit, den Fruchtkörper durch eine vollständige Berandung umfassend zu schützen und zu begrenzen. Mit zunehmender Einsenkung der Hypothecien verliert das Excipulum in diesen Bereichen an Bedeutung. Die randliche Begrenzung des Hypotheciums wird vom Substrat, beziehungsweise den Hyphen des Thallus übernommen. Eine derartige Abhängigkeit dieser beiden Merkmale ist auch bei *Amygdalaria* zu beobachten (BRODO & HERTEL 1987).

3.1.4. Hypothecium

Der gesamte Bereich unterhalb des Hymeniums wird, da sich eine subhymeniale Schicht nicht abgrenzen läßt, als Hypothecium bezeichnet. Diese Zone ist vom angrenzenden Excipulum und Hymenium durch eine abweichende Hyphentextur und teilweise auch durch die Pigmentierung abgrenzbar. Die Zellen dieses Bereichs sind dickwandig und fest miteinander verklebt. Das braune Pigment ist, soweit vorhanden, extrazellulär abgelagert und bewirkt eine unregelmäßige Färbung. Die vegetativen und die ascogenen Hyphen sind bei *Clauzadea* kaum voneinander zu unterscheiden. Die Hypothecien der vier Arten sind sehr verschieden ausgebildet. Betrachtet man die unterschiedlichen Formen (Abb. 2a–d), so fällt der enge Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Excipula, der Anheftung der Apothecien und dem Grad der Pigmentierung auf. Die Hypothecien beherbergen die ascogenen Hyphen, von deren effektiven Schutz die Regenerationsfähigkeit geschädigter Apothecien abhängt. Folgende Bautypen sind zu unterscheiden:

Die Form des stark pigmentierten Hypotheciums wird von dem v-förmig zulaufenden Excipulum bestimmt (Abb. 2a). Bei Tierfraß wird nur das weiche Hymenium ausgefressen, die stark pigmentierten, und damit harten Bereiche bleiben oft schüsselartig stehen (*C. monticola*). Die große Regenerationsfreudigkeit dieser Art zeigt, daß die starke Pigmentierung einen wirksamen Schutz der ascogenen Hyphen darstellt.

Das Hypothecium ist in das Substrat eingesenkt. Das Excipulum ist basal stark reduziert und liegt dem Substrat lappig auf. Das Apothecium wirkt dadurch flach. Es ist dem Substrat angepreßt und zeichnet dieses in seinen Unebenheiten nach. Die Pigmentierung ist insgesamt sehr schwach (Abb. 2d). Das Apothecium ist angefeuchtet sehr weich und konvex aufgewölbt (*C. metzleri*). Bei Tierfraß wird es vollständig abgeweidet. Reste des Hypotheciums können dann gelegentlich pfropffartig im Substrat erkennbar sein. Überwiegend sind jedoch nur leere Gruben zu beobachten. Regenerationsformen sind hier sehr selten. Durch die Einsenkung des Hypotheciums in das Substrat, einhergehend mit geringfügiger Pigmentierung sind die ascogenen Hyphen offensichtlich nicht ausreichend zu schützen.

Das Hypothecium verengt sich sehr stark und ist stielartig, tief in den Thallus eingesenkt. Dies ist möglich durch eine starke basale und eine mäßige laterale Reduktion des Excipulums (*C. chondrodes*) (Abb. 2c). Die Pigmentierung ist gering. Im Falle von Tierfraß werden das Hymenium und das Excipulum vollständig abgefressen. Die eingesenkten Bereiche des Hypotheciums bleiben stets erhalten. Die sehr zahlreichen Regenerationsformen zeigen, daß mit dieser Strategie ein guter Schutz der ascogenen Hyphen entwickelt wurde.

Das gesamte Apothecium ist in das Substrat eingesenkt bei gleichzeitig sehr schwacher Pigmentierung. Die häufigen Schäden der Paraphysenendzellen deuten an, daß hier bei Tierfraß die Apothecien nur oberflächlich abgeweidet werden, die tiefer gelegenen Strukturen aber nicht erreicht werden können. Die Schädigungen sind im Vergleich mit den übrigen *Clauzadea*-Arten geringfügig. Die Hymenien bleiben meist soweit intakt, daß neu gebildete Asci noch umfassend geschützt sind. Besondere Regenerationsformen sind daher kaum zu beobachten (*C. immersa*).

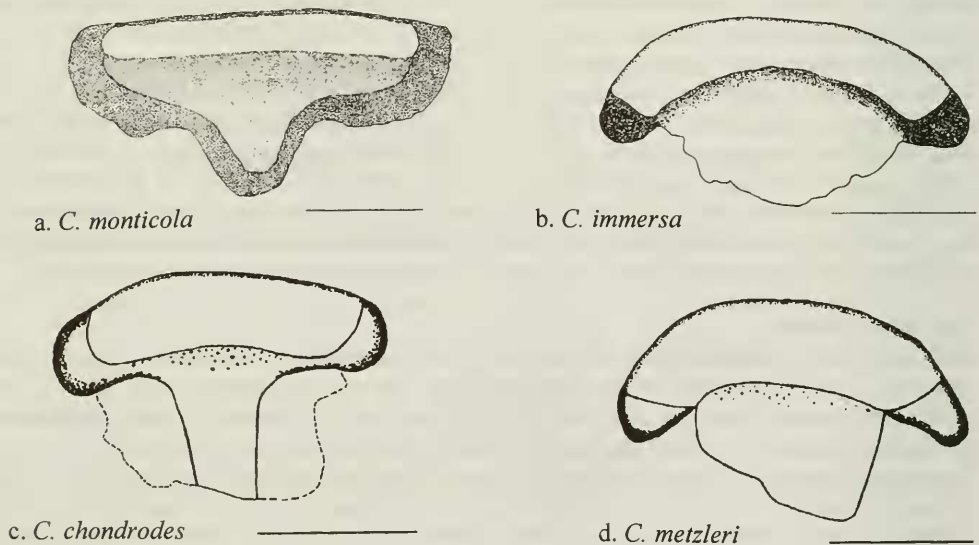


Abb. 2: Form der Excipula, der Hypothecien und die Pigmentverteilung an Längsschnitten der Apothecien, Maßstrich = 200 μ m. a. Das Excipulum ist stark pigmentiert. Es umschließt das Hymenium und das Hypothecium (dargestellt ist ein tangentialer Schnitt). b. Hier ist die nur in Teilen in das Substrat eingesenkte Form der *C. immersa* gezeigt. Das Excipulum ist deutlich pigmentiert. Es umgibt nur das Hymenium. Das Hypothecium ist in das Substrat eingesenkt. Die vollständig in das Substrat eingesenkte Form unterscheidet sich durch eine geringere Pigmentierung und ein auch lateral stärker reduziertes Excipulum. c. Das Excipulum ist schwach pigmentiert. Es umgibt das Hymenium und läuft schmal saumartig am Hypothecium herab, das in den Thallus eingesenkt ist. d. Das Excipulum ist nur randlich pigmentiert. Es umgibt lediglich das Hymenium. Das Hypothecium ist in das Substrat eingesenkt.

3.1.5. Hymenium

Von der Gesamtheit des Hymeniums ist das Epihymenium abgrenzbar. Dieser Bereich ist eine, nach POELT (1969), durch Färbung oder körnige Ablagerungen oft in Dichte und Farbe deutlich abgesetzte Schicht des Hymeniums. Sie ist bei den besprochenen Arten durch die ockerfarbene bis braune Pigmentierung im Bereich der apikalen Zellen der Paraphysen zu unterscheiden. Das Pigment ist in die Gallerte eingelagert. Die Intensität des Farbtons kann je nach Konzentration variieren. Pigmentkappen, wie beispielsweise in der Gattung *Catillaria* (KILIAS 1981), kommen nicht vor.

Die farblosen Hymenien sind trübe und kontrastarm. Die Paraphysen und Asci sind durch Gallerte stark verklebt und lassen sich nur schwer voneinander trennen. Die Hymeniumhöhe variiert von Art zu Art beträchtlich. Die Einzelwerte schwanken zwischen 50 μm und 150 μm . Die Mittelwerte zeigen eine Reihung, die von *C. monticola* im unteren Bereich mit 76 μm , über *C. immersa* mit 93 μm und *C. chondrodes* mit 99 μm im mittleren Bereich bis zu *C. metzleri* reicht, die mit 118 μm die höchsten Hymenien aufweist. In weiten Teilen kommt es zu Überlappungen der Einzelwerte. Die Streuung der Werte ist beträchtlich. Die Meßwerte von *C. chondrodes* und *C. immersa* überlagern einander in weiten Teilen. Dagegen weichen die Werte bei *C. monticola* und *C. metzleri* deutlicher voneinander ab und können zur Abgrenzung der beiden Arten mit herangezogen werden.

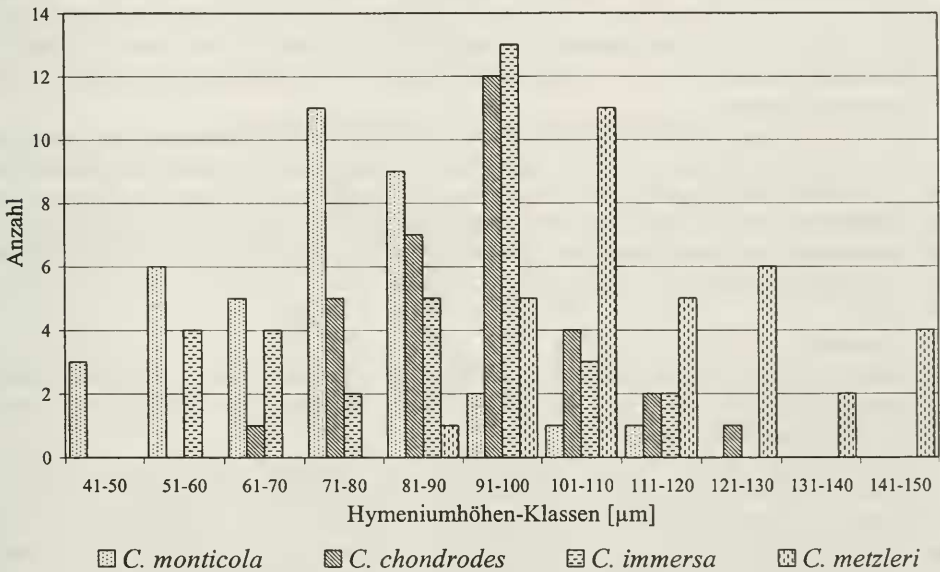


Abb. 3: Vergleichende Häufigkeitsverteilung der Hymeniumhöhen der Arten.

Ein Subhymenium (HERTEL 1967), in dem die ascogenen Hyphen konzentriert sind und die Asci ihren Ursprung nehmen, ist meist nicht abgrenzbar und auch nicht durch Anfärbung mit LBB wie beispielsweise bei *Porpidia*, hervorzuheben. Nur gelegentlich ist ein solcher Bereich angedeutet.

Auch bei den Paraphysen lassen sich zwei verschiedene Formen unterscheiden:

Die Zellen der Paraphysen sind nur im basalen Bereich schmal und langgestreckt. Etwa ab der Hälfte der Hymeniumhöhe werden sie zunehmend kürzer und bauchiger. Die apikale Zelle ist stark verdickt (*C. monticola*). Diese Wuchsform wird bei PURVIS et al. (1992) als moniliform bezeichnet. Anastomosen sind oft zu finden. Sie werden jedoch weniger häufig ausgebildet als Verzweigungen, die besonders zahlreich im apikalen Bereich auftreten.

Die übrigen Arten zeigen Paraphysen mit schlanken, langgestreckten Zellen. Nur die sub-

apikalen und die apikalen Zellen sind wenig verkürzt und mehr oder weniger stark verdickt. Bei *C. metzleri* ist die Endzelle blasig aufgetrieben, während diese bei *C. chondrodes* und *C. immersa* nur schwach verdickt ist. Verzweigungen und Anastomosen werden weniger häufig gebildet als bei *C. monticola*.

3.1.6. Asci

Die Asci sind schwach keulig, ihre Öffnungsweise ist rostrat. Die äußere Wandschicht des Ascus färbt sich mit I blau und ist von einer schmalen, diffusen, ebenfalls blauen Gallerte umgeben. Im Tholus zeigt sich dann eine hellblaue Röhre vor einem zartblauen Hintergrund. Die Röhre ist nach oben offen, schwach divergierend und klar abgrenzbar (*C. immersa*). Dies sind Charakteristika des "Porpidia-Typs" (HAFELLNER 1984). Eine Variante dieses Typs, in dieser Arbeit als "Hypnorum-Typ" bezeichnet, ist an einer intensiveren Färbung sowohl des Tholus, als auch der Röhre erkennbar. Diese ist in diesem Fall undeutlicher begrenzt und divergiert stärker. Dieser "Hypnorum-Typ" tritt bei *C. chondrodes*, *C. metzleri* stets auf, bei *C. monticola* finden sich beide Varianten. Es ist möglich, daß diese Varianz nur Ausdruck einer natürlichen Vielfalt innerhalb des "Porpidia-Typs" ist.

Die amyloide Röhre ist ringförmig um eine sehr kleine Okularkammer angeordnet. Diese ist entweder rundlich oder leicht kegelförmig. Bei *C. immersa* ist sie leicht erkennbar, bei den übrigen Arten häufig schwer wahrnehmbar. Die Okularkammer bestimmt mit ihrer geringen Größe die Form und Ausdehnung der sehr schmalen, zylindrischen masse axiale. Die I reaktive Röhre im Tholus ist ihrerseits beteiligt an der Freisetzung der Sporen. Sie quillt bei Öffnung des Ascus nach außen und schafft einen flexiblen Kanal, durch den die Sporen nach außen gleiten können.

Bei der Anfertigung von Quetschpräparaten können Artefakte entstehen, die eine größere Variabilität vortäuschen können, als tatsächlich vorhanden ist. Ein häufig zu beobachtendes und sehr irritierendes Artefakt entsteht aufgrund der lamellären Schichtung des Tholus. Durch den intensiven Druck bei der Herstellung von Quetschpräparaten kann die oberste Lamelle verschoben werden. Sie legt sich dann so über die Tholusstruktur, daß in I der Eindruck einer nach oben geschlossenen Röhre entsteht.

3.1.7. Sporen

Der Bau von Sporen, insbesondere der Feinbau der Sporenwände ist von BELLEMÈRE & LETROUT-GALINOU (1987, 1988) sehr detailliert beschrieben worden und ich folge hier der Terminologie dieser Autoren.

Es werden stets acht farblose, einzellige Sporen im Ascus gebildet. Sie sind ellipsoid bis ovoid oder auch birnenförmig und etwa doppelt so lang wie breit. Die Größe der Sporen ist von Art zu Art unterschiedlich. Die Mittelwerte, (ohne Perispor), liegen bei $10 \times 5 \mu\text{m}$ (*C. monticola*), $12 \times 6,6 \mu\text{m}$ (*C. immersa*), $15 \times 7 \mu\text{m}$ (*C. chondrodes*) und $20 \times 10 \mu\text{m}$ (*C. metzleri*). In Abb. 4 sind die Sporengrößen der Arten einander gegenübergestellt. Die Tendenz von *C. chondrodes*, etwas längere Sporen zu bilden als *C. immersa* wird deutlich, aber auch eine starke Überlappung der Werte, die eine Unterscheidung der beiden Arten anhand der Sporengröße nicht zuläßt. Dagegen sind *C. monticola* und *C. metzleri*, die Arten mit den kleinsten und den größten Sporen dadurch klar voneinander zu trennen. Es zeigt sich hier eine auffällige Parallele zu den Werten der Hymeniumhöhe. Dort findet sich die gleiche Überlappung der Werte.

Als äußere Berandung der Sporen, findet sich ein deutlich entwickeltes Perispor, üblicherweise als Halo bezeichnet, das die Sporen mit einer hyalinen Umrandung umgibt. Diese gallertig wirkende Schicht kann ungleichmäßig breit (*C. chondrodes*) oder auch lamellär strukturiert sein (*C. metzleri*). Das Perispor ist bei großen Sporen stets kräftiger ausgebildet als bei kleinen Sporen. Es bleibt immer mit der Spore verbunden und löst sich nicht in seiner Gesamtheit vom Sporenkörper ab, wie es TØNSBERG (1992) bei *Schaereria* feststellt. Das

Perispor zeigt mit K keine wahrnehmbare Veränderung, jedoch quillt es nach wechselnder Zugabe von Säuren und Basen auf. Eine Zugabe von LBB färbt den Protoblasten blau, das Perispor bleibt ungefärbt, wird aber eingengt.

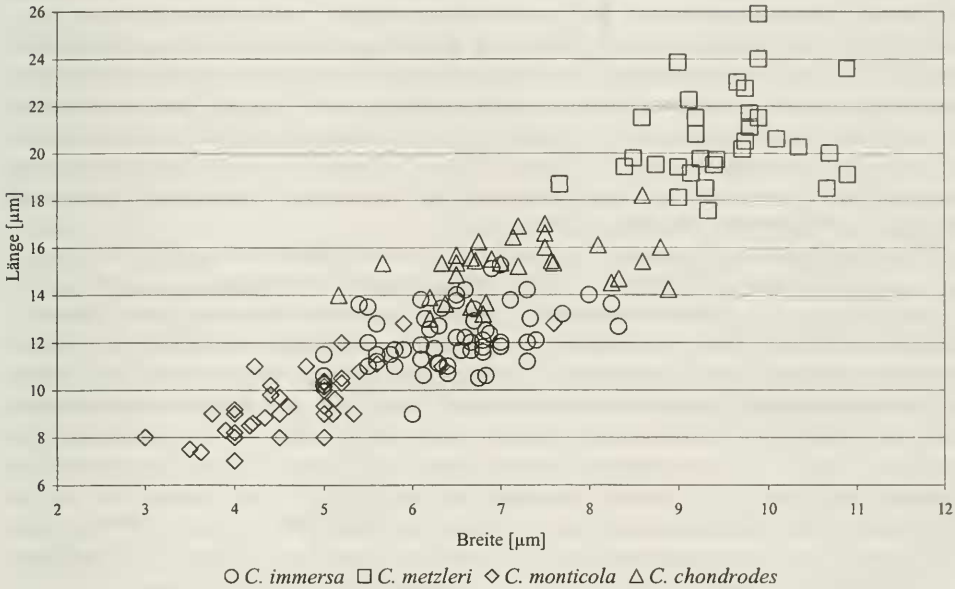


Abb. 4: Vergleichende Darstellung der Sporengröße anhand von Mittelwerten.

Innerhalb der Lecanorales sind halonate Sporen recht selten. Sie sind im wesentlichen begrenzt auf die Catillariaceae (*Halecania*), auf wenige Vertreter der Lecanorineae und einige Familien der Cladoniineae, wie die Porpidiaceae und die Rhizocarpaceae (RAMBOLD 1995). Dieser besonderen Differenzierung des Perispor wird nicht nur auf Art- und Gattungsebene systematischer Wert beigemessen, sondern auch auf Familienebene. BELLEMÈRE & LETROUT-GALINOU (1987) halten die Entwicklung eines Halo bei Sporen für eine mögliche Anpassung an ökologische Faktoren. Einen Zusammenhang zwischen der Ausbildung besonderer Strukturen auf der Sporenwand und der Freisetzung der Sporen hält TIBELL (1981) für denkbar. POELT (1973) weist darauf hin, daß ein wohlentwickeltes Perispor oft nur ein vorübergehendes Stadium in der Sporenwand-Ontogenie darstellen kann. Dies ist bei Sporen der Gattung *Rhizocarpon* zu beobachten (FEUERER 1991). Auch für *Clauzadea* werden die Sporen als nur in jungem Zustand halonat angegeben (HAFELLNER 1984). Bei genauer Betrachtung läßt sich jedoch innerhalb der jeweiligen Art kein Zusammenhang zwischen der Stärke des Halo und der Sporengröße erkennen. Es läßt sich bei *Clauzadea* keine Korrelation feststellen, die mit dem Reifegrad der Sporen in Beziehung gebracht werden kann.

So wenig sich die Sporenontogenie von *C. chondrodes*, *C. metzleri* und *C. monticola* verfolgen läßt, so viel deutlicher ist die Endphase der Sporenentwicklung bei *C. immersa* zu erkennen. Mit Sporenreife werden bei dieser Art farblose, grobe, warzige Erhebungen im Perispor gebildet. Ob diese Strukturen Ausbildungen des Perispor oder des Epispor sind, konnte ich nicht entscheiden. Beides erscheint denkbar (BELLEMÈRE & LETROUT-GALINOU 1987). Sporen mit ornamentierter Außenwand kommen innerhalb der lichenisierten Ascomyceten selten vor (POELT 1973), sie sind jedoch weiter verbreitet als halonate Sporen. Im Bereich der Lecanorales etwa sind sie in den verschiedensten Gattungen der Peltigerineae und Cladoniineae zu finden. Auch der taxonomische Wert wird geringer eingestuft. Dieses Merkmal wird z.B. innerhalb der Gattung *Buellia* s.l., deren Sporenontogenie licht- und elektronenmikroskopisch gut untersucht ist (SCHEIDEGGER 1993, NORDIN 1997, MARBACH

2000), ausschließlich zur Abgrenzung auf Artebene eingesetzt. *Buellia* zeigt eine recht hohe Variabilität in der Ausbildung des Perispor und umfaßt sowohl Arten mit ornamentiertem Perispor, als auch solche mit unstrukturierter Außenwand.

Den äußeren Abschluß des dreischichtigen Perispor (BELLEMÈRE & LETROUIT-GALINOU 1987) bildet eine Membran, die so begrenzend wirkt, daß dies in Wasserschnitten ohne weitere Hilfsmittel klar zu erkennen und meßbar ist. Bei *C. metzleri* ist diese Membran äußerst empfindlich und sehr verletzlich. Sie wird bei Quetschpräparaten und auch bei Mikrotomschnitten meist zerstört. Dann zerfließt die mittlere Schicht des Perispor förmlich und ist nur noch als diffuse nicht meßbare Umrandung der Spore wahrzunehmen. Nur selten kann man bei dieser Art ein intaktes Perispor finden. Diese Beobachtung deckt sich mit der von ERIKSSON (1981) gemachten. Er vertritt jedoch die Auffassung, daß ein diffuses Perispor auf ein Fehlen dieser äußersten Membran zurückgeht.

Die biologische Bedeutung dieser Form des Perispor ist unklar. Die Ausbildung eines Halo steht vermutlich in Zusammenhang mit der Freisetzung und der Verbreitung der Sporen. Es ist vorstellbar, daß eine gelatinöse äußere Schicht der Spore deren Gleitfähigkeit erhöht und damit ihre Freisetzung durch den engen Tholus des Ascus erleichtert. MINTER & CANNON (1984) vermuten bei den nicht lichenisierten Rhytismataceae, daß der zur aktiven Freisetzung der Sporen notwendige, zusätzliche Druck im Ascus durch die Bildung einer Schleimschicht erzeugt wird. Möglicherweise bedingt diese Art von Perispor eine verbesserte Haftung der Sporen am Substrat. Ein Festsetzen der Sporen bevorzugt in unmittelbarer Nähe des Elternorganismus wäre die Folge. Denkbar wäre, daß dies eine Strategie von Erstbesiedlern ist, um so möglichst schnell und umfassend das Substrat zu besiedeln. OTT & JAHNS (1999) verwenden in diesem Zusammenhang den Begriff "Nahverbreitung" von Flechten und verbinden damit eine besondere Technik der schnellen Erschließung von Vegetationslücken.

3.1.8. Pycniden

Die Pycniden der *Clauzadea*-Arten werden bevorzugt auf apothecienfreien, jüngeren Flächen der Thalli gebildet, sind aber auch zwischen den Apothecien zu finden. Eine Ausnahme bildet *C. immersa*, welche neben dieser laminalen Anordnung häufig auch Pycniden unmittelbar am Thallusrand bildet (siehe 3.1.1). Ein ähnliches Verhalten wurde auch bei *Porpidia flavicunda* (Ach.) Gowan beobachtet (SCHWAB 1986).

Ist ein epilithischer Thallus vorhanden, so sind die Pycniden in diesen völlig eingesenkt. Nur der Scheitel mit dem Ostiolum ist als dunkler Punkt zu erkennen. Bei endolithischen Thalli sitzen die Pycniden dem Substrat auf oder sind in das lockere Hyphengeflecht, das die Substratoberfläche überzieht, leicht eingesenkt. Die Pycniden sind habituell nur schwer zu unterscheiden von sehr jungen Apothecien. Manchmal ist die Differenzierung anhand des geöffneten Ostiolums möglich. Dieses kann punktförmig bei runden, einkammerigen oder schlitzförmig bis unregelmäßig bei sackartigen und mehrkammerigen Pycniden sein.

Die Pycniden bilden eine Wand aus dicht aneinander liegenden, teilweise pigmentierten Hyphen, die sich aus 1–2 Schichten aufbaut (ca. 10 µm). Diese Zellen sind weitlumiger und rundlicher als die angrenzenden vegetativen Hyphen. Die Wand der Pycnide ist innen dicht mit Conidiophoren besetzt. Das Pigment des Gehäuses ist identisch mit dem der Apothecien. Die Intensität und die Verteilung des Pigments sind lichtabhängig. Dem Licht ausgesetzte Strukturen sind sehr stark, dem Licht abgewandte Bereiche des Gehäuses schwach bis gar nicht pigmentiert.

Die Form der Pycniden variiert von rund, überwiegend bei aufsitzenden, bis sackartig und birnenförmig bei eingesenkten Formen. Ihr Durchmesser beträgt 80–120 µm. Die Pycniden können einkammerig oder mehrkammerig sein. Der mehrkammerige Typ kann durch sekundäres Verwachsen dicht stehender Einzelpycniden (*C. immersa*) oder auch durch Einfaltungen der Außenwand älterer Pycniden entstehen (*C. chondrodes* und *C. metzleri*). Denkbar ist auch, daß Conidiophore miteinander verwachsen und sekundär eine Wand bilden (VOBIS 1980). Die Pycniden entsprechen dem innerhalb der Lecanorales weit verbreiteten Umbili-

caria-Typ (VOBIS & HAWKSWORTH 1981).

Die Conidiophoren sind mehrzellig und wachsen tief in die Höhlung der Pycnide hinein. Sie können verzweigt sein und auch apikal miteinander verwachsen. Die Zellen sind kurz und gedrungen, wenig länger als breit und sehr plasmareich. Die Abschnürung der Conidien erfolgt sowohl apikal als auch lateral, also "endobasidial" nach STEINER (1901). Bei seitlicher Abschnürung erfolgt diese stets unterhalb der oberen Quersepte über eine bajonettförmige Ausstülpung. Die Richtung der Abschnürung ist variabel und ohne Regelmäßigkeit. Sie scheint vom verfügbaren Platz abzuhängen. Die Conidiophore entsprechen dem Typ VI und sind bei Flechten häufig anzutreffen (VOBIS 1980).

Die Conidien sind bacilliform, farblos und klein. Sie sind im Mittel 5 µm lang und 1,5 µm breit. Sie können leicht gebogen oder auch bisweilen an einem Ende etwas verdickt sein, die Variabilität der Form und auch der Größe ist jedoch gering. Es besteht eine Abhängigkeit zwischen dem Typ der conidiogenen Hyphen und der Größe und Form der Conidien. So geht beispielsweise aus dem hier beschriebenen Typ VI keine filiforme Conidie hervor.

Verschiedentlich finden sich Pycniden von imperfekten Pilzen (Coelomyceten) auf den Thalli, die jedoch nicht bestimmt werden konnten. Auch konnte nicht festgestellt werden, ob es sich hier vielleicht um Pycniden der wenigen *Clauzadea* besiedelnden lichenicolen Pilze handelt. Die Unterscheidung zwischen Pycniden der parasitierenden Coelomyceten und denen von *Clauzadea* erweist sich einfacher als zunächst vermutet. In Tabelle 1 sind die trennenden Merkmale aufgelistet.

Tab. 1: Kriterien zur Unterscheidung der Pycniden von *Clauzadea* und der parasitierenden Coelomyceten.

	Pycniden von <i>Clauzadea</i>	Pycniden der <i>Clauzadea</i> besiedelnden Coelomyceten
Wandaufbau	locker 1–2 Schichten	pseudoparenchymatisch mehrschichtig
Pigment	entspricht dem des Apotheciums, bevorzugt dem des Epihymeniums, Superba-Braun	dunkelbraun kein Superba-Braun
Pigmentierung	lichtabhängig	lichtunabhängig

Bei Krustenflechten werden gelegentlich zwei, teilweise sogar drei Typen von Conidien auf einem Thallus gebildet. Dieses Phänomen ist innerhalb von *Micarea* bei 16 von 45 Arten zu beobachten. Die Macro- und Mesoconidien werden als asexuelle Einheiten interpretiert, den Microconidien wird eine mögliche sexuelle Funktion zugeschrieben (COPPINS 1983). Bei *Clauzadea* werden nur Conidien gebildet, die entsprechend ihrer geringen Größe als Microconidien geführt werden können und vermutlich als Spermatien fungieren. Diese Annahme stützt sich auf VOBIS (1977), der darlegt, daß nur Macroconidien, nicht aber Microconidien auf Nährböden zum Keimen gebracht werden können. Das stete gemeinsame Vorkommen von Pycniden und Apothecien auf einem Thallus kann unter diesem Aspekt als Monözie ausgelegt werden (POELT 1980) und ist wohl die am weitesten verbreitete Lebensform bei den Flechten. Die räumliche Beziehung zwischen den Pycniden und den Apothecien gewinnt damit eine besondere Bedeutung. Mit der randständigen Anordnung der Pycniden bei *C. immersa*, werden diese in unmittelbare Nähe zum Nachbarorganismus gebracht, ein gegenseitiger Austausch genetischen Materials dadurch erleichtert. Bei flächenständiger Anordnung der Pycniden ist zu beobachten, daß diese bevorzugt auf den jungen Thalli gebildet werden und damit zeitlich vor den Apothecien. Diese werden, wie es scheint, mit räumlicher und wohl auch zeitlicher Verzögerung vom Zentrum des Thallus ausgehend in randlicher Richtung gebildet, sind teilweise sogar in konzentrischen Kreisen angeordnet (*Porpidia crustulata*). Sie folgen sukzessiv den Pycniden.

3.2. Chemische Merkmale

3.2.1. Flechtenstoffe und amyloide Reaktionen

Mit Dünnschichtchromatographie lassen sich weder bei den Arten von *Clauzadea*, noch bei "*Lecidea*" *ahlesii* sekundäre Inhaltsstoffe nachweisen. Das Ergebnis ist nicht überraschend. Bei kalkbewohnenden Krustenflechten sind Taxa ohne mit TLC nachweisbare Flechtenstoffe häufig anzutreffen (HERTEL 1984).

Die Außenwand des Ascus reagiert mit I hemiamyloid. Die Rotreaktion ist jedoch nur an Frischmaterial auszulösen. Bei Proben, die im Herbar gelagert wurden, ist nur noch ein grünstichiges Blau wahrzunehmen. Nach Vorbehandlung mit K erhält man dagegen stets ein helles Blau. Im Gegensatz zur Ascusaußenwand reagiert der Tholus immer euamyloid (BARAL 1987). Im Hypothecium ist mit I stellenweise eine sehr schwache, nur unter dem Mikroskop sichtbare Blaureaktion auszulösen. Es ist zu vermuten, daß es sich hier um ascogene Hyphen handelt, die, als Teil der Dikaryophase des Ascomyceten, mitunter anders reagieren als die vegetativen Hyphen.

3.2.2. Pigmente und Granula

Innerhalb von *Clauzadea* ist die sehr einheitliche Pigmentierung der Apothecien und der Pycniden von Bedeutung. Alle gefärbten Strukturen der Fruchtkörper weisen den gleichen Farbton auf, ein Braun, das je nach Konzentration alle Farbtiefen von Ocker über Orangebraun, Rotbraun und Schwarzbraun aufweisen kann. Dieses Pigment ist innerhalb der Porpidiaceae weit verbreitet, jedoch nicht beschränkt auf diese Familie und trägt die Bezeichnung Superba-Braun (MEYER & PRINTZEN 2000).

Die bei den einzelnen Arten unterschiedliche Konzentration des Superba-Braun im Hypothecium bedingt eine unterschiedliche Färbung der Apothecien in trockenem und angefeuchtetem Zustand. Je geringer die Pigmentierung des Hypotheciums ist, um so heller braun erscheint die Scheibe in trockenem Zustand. Dieser Farbton verändert sich dann nach Anfeuchtung in ein dauerhaftes Rotbraun. Je stärker die Pigmentierung ist, um so häufiger erscheint die Scheibe bereits in trockenem Zustand schwarz. Nach Anfeuchtung erscheint hier nur kurzfristig ein Rotbraun, das nach vollständiger Durchfeuchtung des Hypotheciums in Schwarz umschlägt. Diese Schwarzfärbung hält an, solange noch Restfeuchte im Hypothecium vorhanden ist. Das Pigment ist extrazellulär abgelagert. Es kann in Teilen an die Außenwand der Hyphen assoziiert sein, ist im Wesentlichen jedoch in die Gallerte eingelagert und färbt diese mehr oder weniger intensiv. Die Konzentration ist im Excipulum am höchsten und trägt hier wesentlich zur Festigkeit des Apotheciums bei. Die Pigmentierung läßt sich, bedingt durch die Einheitlichkeit, bei *Clauzadea* zur Artabgrenzung nicht verwenden. Auch auf Gattungsebene ist dieses Merkmal kaum einzusetzen. Eher kommt dem Fehlen bestimmter anderer Pigmente Bedeutung zu, so beispielsweise dem Cinereorufa-Grün, das innerhalb von *Porpidia* und *Farnoldia* auftritt.

In wenigen Fällen findet man bei *C. monticola* Granula vom Typ Hypnorum-Blau im Excipulum, Hymenium oder Hypothecium. Diese sind unregelmäßig, bizarr geformt, wirken scharfkantig und sind extrazellulär abgelagert. Ihre Farbe ist dunkelblau. Nicht nur bei *C. monticola*, sondern auch in der "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe, variiert die Menge der gebildeten Granula von Apothecium zu Apothecium ganz beträchtlich. Ein auslösender Faktor für die Bildung der Granula ist nicht ersichtlich. Der Einfluß ökologischer Faktoren, wie Besonnung oder Beschattung ist auszuschließen. Nebeneinander wachsende Apothecien können sowohl Granula enthalten, als auch frei davon sein. Auch das Alter der Apothecien ist ohne Einfluß. Die Einwirkung einer Störung von außen (Beeinflussung durch Kleinsttiere) wäre als Auslöser denkbar.

Innerhalb der "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe findet sich neben der mit *Clauzadea* übereinstimmenden Pigmentkombination des Superba-Braun mit dem Hypnorum-Blau noch ein weiteres Pigment, das Bagliettoana-Grün. Die charakterisierenden Farbumschläge sind nicht so spektakulär wie beim Hypnorum-Blau, jedoch sind diese einander so ähnlich, daß zu fragen

ist, ob hier wirklich zwei verschiedene Farbstoffe vorliegen. Möglicherweise sind diese beiden Pigmente identisch und können, konzentrationsabhängig diffus verteilt oder granulär vorliegen. *C. monticola* zeigt eine von den übrigen Arten abweichende deutliche Reaktion auf die erste Anwendung mit K. Dies könnte auf Spuren von Bagliettoana-Grün zurückzuführen sein. In diesem Falle wäre die abweichende Reaktion dann nicht konzentrationsabhängig, wie oben vermutet, sondern auf ein Mischpigment zurückzuführen.

Das Hypnorum-Blau kommt als recht unspezifische Komponente unterschiedlicher Mischpigmente in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen vor. In der "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe findet es sich mit Superba-Braun, in den Gattungen *Toninia* und *Bacidia* teilweise mit Bagliettoana-Grün, bei mehreren Arten von *Schaereria* gemeinsam mit Cinereo-rufa-Grün. Aufgrund dieser geringen Spezifität und der weiten Verbreitung kommt dem Hypnorum-Blau innerhalb von *Clauzadea* nur eine geringe taxonomische Bedeutung zu.

3.3. Ökologie

Kalkgestein und kalkhaltige Materialien sind, von seltenen Ausnahmen bei *C. monticola* abgesehen, das alleinige Substrat von *Clauzadea*. Es wird, wenn auch nicht von allen Arten in gleicher Weise, das ganze Spektrum von Sedimentgesteinen bis zum metamorphen Marmor besiedelt. Auch kalkhaltige anthropogene Materialien wie Mörtel und Beton werden als Unterlage akzeptiert. Kalkfreies Substrat wird nur ausnahmsweise und auch nur von *C. monticola* toleriert. Alle Arten sind in der Lage, das Substrat anzulösen und in Form von Oxalat ein- und abzulagern. Auch weitere Beimengungen des Substrats werden gelöst und in den Thallus eingelagert, kenntlich an farbigen Einlagerungen im Substrat, die sich auf der Thallusoberfläche der Flechte wiederfinden. Die starke Bindung an Kalk engt den Lebensraum der Gattung sehr ein. Die konkurrenzschwachen, langsam wachsenden Arten sind auf lange Zeit offenliegende Kalkflächen angewiesen. Dies sind bodennahe, taufeuchte und auch sickerfeuchte, leicht beschattete bis vollsonnige Standorte, die in Kalkmagerrasen, Halbtrockenrasen, an Wegrändern und auch auf losen Schottersteinen zu finden sind. Einen weiteren Lebensraum bieten senkrechte Flächen an anstehenden Felsen in tieferen Lagen und Felswände im Gebirge. Die Arten der Gattung besiedeln luftreine und nährstoffarme Standorte (*C. chondrodes*, *C. immersa*) oder sind in der Lage auch leichte Luftverschmutzung und geringen Nährstoffeintrag zu tolerieren (*C. monticola*, *C. metzleri*). Sie wachsen in humiden Verhältnissen, die teilweise nur kleinräumig gegeben sind. Die für die vier Arten wichtigsten ökologischen Faktoren sind in Tab. 2 zusammengefaßt und vergleichend nebeneinandergestellt. Die Sicherung und Ausdehnung des vorhandenen Areals durch vegetative, bereits lichenisierte Verbreitungseinheiten wie Isidien, Schizidien, Soredien und Thallusbruchstücke sind bei *Clauzadea* nicht bekannt. Die Möglichkeiten der Ausbreitung sind reduziert auf die Ascosporen und es stellt sich die Frage nach der Lichenisierung. Diese könnte bei Nahverbreitung durch Algen des Elternorganismus stattfinden. Nicht auszuschließen ist jedoch, daß auch bei saxicolen Krustenflechten eine Lichenisierung über freilebende Algenstämme erfolgen kann, ähnlich wie es BECK et al. (1998) für corticole Pionierflechten ohne vegetative Verbreitungseinheiten vermuten. Die Auswertung der an Herbarmaterial gewonnenen Daten zur Vergesellschaftung von *Clauzadea* läßt bei allen Arten eine enge Beziehung zu den Gattungen *Protoblastenia*, *Verrucaria* und *Caloplaca* erkennen. Trotz dieser Übereinstimmung kommen die einzelnen Arten der Gattung nur ausnahmsweise gemeinsam miteinander vor. *C. chondrodes* und *C. immersa* können in seltenen Fällen im kollinen und montanen Bereich nebeneinander auftreten. Dies deutet auf eine gewisse Überlappung der Ökologie der beiden Arten hin. Die sehr häufige Vergesellschaftung mit *Protoblastenia rupestris* und *P. calva* steht in Übereinstimmung mit Angaben bei ROUX (1978). Hier werden drei Arten der Gattung (*C. monticola*, *C. chondrodes*, *C. immersa*) in die Gesellschaft von Kalkflechten nährstoffarmer Kalkfelsen gestellt, und zwar in die provisorische Klasse "Protoblastenietea immersae", deren Leitarten sich aus diesen beiden Gattungen rekrutieren.

Tab. 2: Vergleichende grafische Übersicht der wichtigsten ökologischen Faktoren der Arten. Verwendete Termini nach WIRTH (1995).

Florengebiete				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
arktisch	n			
boreal	n			
mitteleuropäisch	n	n	n	n
submediterran	n	n	n	n
mediterran	n	n	n	n

Licht				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
sehr lichtarm				
ziemlich lichtarm				
mäßig lichtreich	n			
ziemlich lichtreich	n	n	n	n
sehr lichtreich	n	n	n	n

Luft/Taufeuchte				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
sehr trocken				
ziemlich trocken	n			n
mäßig trocken/feucht	n	n	n	n
ziemlich feucht	n	n	n	n
sehr feucht				
extrem feucht				

Höhenverbreitung				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
alpin	n	s	v	
subalpin	n	s	v	
hochmontan	n	n	n	s
montan	n	n	n	n
submontan	n	n	n	n
kollin	n	n	n	n

Eutrophierung				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
extrem eutrophiert				
sehr stark eutrophiert				
ziemlich eutrophiert				
mäßig eutrophiert	n			n
nicht eutrophiert	n	n	n	n

Substrat				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
Holz	s			
Mörtel/Zement	s	s		
kalkfreies Gestein	s			
Marmor	n		n	
Dolomit	n	s	n	s
Muschelkalk	n	n	s	n

pH-Wert				
	<i>C. mont.</i>	<i>C. chond.</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. metzleri</i>
extrem sauer 3,3				
sehr sauer 3,3-4,0				
ziemlich sauer 4,1-4,8				
mäßig sauer 4,9-5,6				
subneutral 5,7-7,0	n			
neutral 7,0	n			
basisch über 7,0	n	n	n	n

n	normal
v	vermehrt
s	selten

3.4. Verbreitung

Im europäischen Raum ist *Clauzadea* weit verbreitet und aus fast allen Ländern bekannt (WIRTH 1994, NIMIS 1993, OZENDA & CLAUZADE 1970). Die Gattung fehlt in der Flora von Island (HERTEL pers. Mitt.). Hier mag das fehlende Substrat ausschlaggebend sein, obwohl nicht auszuschließen ist, daß auch hier *C. monticola* auf kalkfreies Substrat oder anthropogene Materialien übergeht und bislang nur verkannt wurde. Im durch Gneis und Granit gekennzeichneten fennoskandischen Schild, mit bloß wenigen lokalen Kalkvorkommen, ist die Gattung nur durch wenige Funde belegt.

In Nordamerika ist *Clauzadea* aus Alaska (HERTEL 1977), Kanada (THOMSON et al. 1992) und den USA (ESSLINGER 1997) nachgewiesen und auch durch wenige Funde von Puerto Rico und den Bahamas (BRITTON et al. 1920) repräsentiert.

Im nördlichen Asien ist die Gattung ebenfalls bekannt (HERTEL 1991, ANDREEV et al. 1998). Eine sehr viel weitere Verbreitung ist anzunehmen, auch wenn sie in verschiedenen asiatischen Florenlisten bisher nicht genannt wird (HERTEL 1977a, SATO 1965, AWASTHI 1991, WEI 1991). Die Arten der Gattung sind so klein und unscheinbar, daß sie bislang sicher vielfach übersehen oder nicht erkannt worden sind.

Das Vorkommen der Gattung wird von zwei Faktoren maßgeblich bestimmt: Vom Substrat und Klima. Das Vorkommen ist für alle Arten gleichermaßen an das geographisch oft sehr disjunkte Vorkommen von Kalken gebunden. Nur *C. monticola* besiedelt in wenigen Ausnahmen auch kalkfreie Unterlagen. Dagegen ist der Einfluß ökologischer Gegebenheiten sehr viel diffiziler und unterschiedlich zu bewerten. *C. monticola*, als euryöke Art, besiedelt ein weiteres Areal als die übrigen drei stenöken Arten. So ist im skandinavischen Bereich nur *C. monticola* weiträumig verbreitet, während die übrigen Arten der Gattung hier ausschließlich unter den besonderen klimatischen Bedingungen der Alvargebiete der baltischen Region wachsen.

Ähnliche Verhältnisse kennzeichnen die Verbreitung in Osteuropa und dem asiatischen Teil Rußlands, das für die meisten dieser Arten zu trocken ist. Werden aus der Ukraine noch zwei Arten gemeldet, neben *C. monticola* auch *C. immersa* von der Krim (KONDRATYUK et al. 1996), so nimmt die Zahl der Arten in östlicher Richtung weiter ab und reduziert sich auf das Vorkommen von *C. monticola* (ANDREEV et al. 1998).

Außer im zentraleuropäischen Bereich ist *Clauzadea* besonders im Mittelmeerraum weit verbreitet. Wie die Verbreitungskarten (Abb. 9, 14, 18, 21) übereinstimmend zeigen, besiedelt *Clauzadea* hier überwiegend küstennahe Bereiche und meidet stärker aride Regionen. In allen in jüngerer Zeit publizierten Checklisten der Anrainerstaaten des Mittelmeers ist die Gattung zu finden (EGEA 1996, EL-OQLAH et al. 1986 GALUN et al. 1996, JOHN 1996, NIMIS 1993, SEAWARD 1996). Es ist zu erwarten, daß die Gattung in Zukunft in allen Flechtenflore der Länder dieser Region geführt werden wird.

Auch wenn die Dichte der untersuchten Aufsammlungen aus Nordamerika gering ist, scheint die Ausdehnung des Areals identisch zu sein mit den Verhältnissen in Europa. Auch hier kommt *C. monticola*, die Art mit weiter ökologischer Amplitude als einziger Vertreter der Gattung auch in Alaska und der kanadischen Arktis vor, während die übrigen, wärmeliebenden Arten mehr in den südlichen Regionen der USA verbreitet sind, mit einzelnen Vorposten in den subtropischen Gebieten.

Clauzadea galt bislang als eine Gattung, deren Areal auf die Nordhemisphäre mit den ausgedehnten Kalkvorkommen beschränkt schien. Mit dieser Arbeit kann nun auch erstmal das Vorkommen in der Südhemisphäre, die nur wenige und lokal sehr begrenzte Kalkgebiete aufweist, nachgewiesen werden.

3.5. Parasiten

Die Arten der Gattung *Clauzadea* werden nur in geringem Maße von lichenicolen Ascomyceten als Wirt akzeptiert, ähnlich wie auch die Vertreter der ebenfalls calciphilen Gattung *Farnoldia*. Die befallenen Thalli entwickeln keine deutlichen Schadbilder. Sie scheinen in

ihrer Entwicklung durch den Parasiten unbeeinflusst. Die Ascocarpien der *Clauzadea* besiedelnden lichenicolen Pilze heben sich durch ihre dunkle Pigmentierung von der Thallusoberfläche ab und können leicht mit deren Pycniden verwechselt werden. Die häufig vorkommende *Muellerella pygmaea* var. *athallina* fällt auf durch die meist dichte Besiedelung des Thallus und die sehr dunkle Pigmentierung der runden, wenig eingesenkten Fruchtkörper. Diese Art parasitiert sehr häufig auf *C. monticola* und seltener auf *C. immersa*. Sie ist bekannt für ihr heterogenes, weites Wirtsspektrum und damit ungeeignet, *Clauzadea* als Gattung zu umgrenzen. Ein weiterer, jedoch seltener den Thallus besiedelnder Parasit auf *Clauzadea*, ist *Zwackhiomyces immersae*. Die Vertreter dieser Gattung zeichnen sich durch ein enges Wirtsspektrum aus, und diese Art gilt als spezifisch für *Clauzadea* (TRIEBEL 1989). Neben dem bislang bekannten Vorkommen auf *C. monticola*, wird dieser Parasit hier erstmals auch für *C. metzleri* gemeldet.

Auch der Befall der Apothecien durch die Ascocarpien eines Parasiten ist habituell kaum kenntlich. Eine rauh wirkende Scheibe und eine stärkere Pigmentierung fallen in Aufsicht auf, stellen aber ganz allgemeine äußerliche Anzeichen für eine Störung dar, deren Ursache vielfältig sein kann. Jedoch scheint die Entwicklung der Asci der Wirtsflechte durch den Parasiten unterdrückt oder doch zumindest stark gehemmt zu werden. Befallene Apothecien weisen keine reifen Asci auf. Ein solcher Hymenialparasit auf *Clauzadea* konnte als *Stigmatidium* spec. bestimmt werden.

Die Zahl der auf *Clauzadea* parasitierenden Pilze erhöht sich, wenn neben den Ascomyceten auch die Deuteromyceten mit berücksichtigt werden. Es ist immer wieder zu beobachten, daß braun pigmentierte Hyphen das Hymenium durchziehen, das dann auch in seiner Entwicklung beeinträchtigt ist. Die Zuordnung dieser Pilze ist schwierig und es ist bislang nur das Vorkommen von *Bispora christiansenii* als Hymenialparasit in den Apothecien von *C. immersa* belegt (HAFELLNER 1994). Diese Art ist in Europa weit verbreitet und besonders auf Arten von *Caloplaca* und *Lecanora* zu finden (HAWKSWORTH 1979).

Neben lichenicolen Pilzen wird auch von einer Flechte als Parasit auf *Clauzadea* berichtet. *Caloplaca nubigena* und *C. nubigena* var. *keissleri* sollen häufig parasitisch auf *C. immersa* wachsen (CLAUZADE & ROUX 1985). Es ist wiederholt zu beobachten, daß junge, apothecienfreie und damit nicht endgültig zu bestimmende Thalli von *Caloplaca* spec. neben und auf denen von *Clauzadea* wachsen. Diese begleitenden, beziehungsweise parasitierenden Arten entwickeln sich nicht inselartig inmitten des Wirtshallus, wie es bei *Carbonea intrusa* zu beobachten ist, sondern überwuchern vom Rand ausgehend sehr dominant die Thalli von *Clauzadea*. Damit deutet sich an, daß hier wohl nur ein fakultativer Parasitismus vorliegt, wie bereits von RAMBOLD & TRIEBEL (1992) vermutet, die diese Beziehung als "vorübergehend" charakterisieren.

4. Systematische Stellung der Gattung *Clauzadea*

4.1. Wichtige Merkmale

Der Schwerpunkt der Gattungsabgrenzung von *Clauzadea* liegt auf dem Sektor der anatomischen Merkmale. Sie stützt sich auf Besonderheiten der Apothecien und der Pycniden. Halonate Sporen und eine amyloide Röhre im Tholus des Ascus in Kombination mit einer apikalen und lateralen Conidiogenese bilden den für die Gattung charakteristischen Merkmalskomplex.

Zur Umgrenzung der Gattung läßt sich außerdem das sehr gleichmäßige ökologische Bild der Arten und die einheitliche Vergesellschaftung verwenden. Alle *Clauzadeen* zeigen gleichermaßen eine auffällige Beziehung zu Arten der Gattungen *Protoblastenia*, *Caloplaca* und *Verrucaria*. Hierin folge ich WIRTH (1983), der feststellt, daß natürlich erscheinende Gattungen meist auch ökologisch und soziologisch einheitlich gekennzeichnet sind.

Auch wenn innerhalb von *Clauzadea* voneinander abweichende Varianten der amyloiden Röhren im Tholus unterschieden werden können, reicht diese Varianz nicht aus, die Zusammengehörigkeit der Arten in Frage zu stellen. Zu wenig ist bislang bekannt über die Variabili-

tät dieser Tholusstrukturen, um diese Abweichungen innerhalb der Gattung sinnvoll interpretieren zu können. Eine vergleichende Untersuchung röhriger Apikalstrukturen im Verwandtschaftskreis von *Lecidea* s.l. zeigt ein hohes Maß an Variabilität innerhalb der Arten, zeigt aber auch die Vielfalt an Röhrenstrukturen, die gebildet werden können (HERTEL & RAMBOLD 1988). RAMBOLD & TRIEBEL (1992) reduzieren diese Vielfalt auf zwei Grundtypen. Sie fassen die Porpidiaceae (inclusive *Clauzadea*) und die Psoraceae zu einer Einheit zusammen und stellen sie dem Block der Cladoniaceae, Micareaceae, Squamarinaceae und Stereocaulaceae gegenüber. Es wird in diesem Zusammenhang auch deutlich, daß eine amyloide Röhrenstruktur im Ascus weit verbreitet ist und nicht nur in verwandtschaftlich nahestehenden Gruppen vorkommt.

Die in weiten Teilen übereinstimmenden Sporenmerkmale innerhalb von *Clauzadea*, wie Septierung, Pigmentierung und die Ausbildung eines Halos sind wertvolle Merkmale, um die Gattung zu umgrenzen. Um so überraschender erscheint es zunächst, daß *C. immersa* als einzige Art der Gattung mit Sporenreife warzige Strukturen im Perispor ausbildet. Sporen mit ornamentierter Außenwand kommen innerhalb der lichenisierten Ascomyceten selten vor (POELT 1973), sie sind jedoch weiter verbreitet als halonate Sporen und in den verschiedensten Gattungen der Peltigerineae und Cladoniineae zu finden (RAMBOLD 1995). Daher wird auch der taxonomische Wert geringer eingestuft. Dieses Merkmal wird beispielsweise innerhalb der Gattung *Buellia* s.l., deren Sporenontogenie sehr gut licht- und elektronenmikroskopisch untersucht worden ist (SCHEIDEGGER 1993, NORDIN 1997, MARBACH 2000), ausschließlich zur Abgrenzung auf Artebene eingesetzt. *Buellia* zeigt eine hohe Variabilität in der Ausbildung des Perispor und umfaßt sowohl Arten mit ornamentiertem Perispor, als auch solche mit unstrukturierter Außenwand. *Buellia* wird den Physciaceen zugerechnet und steht damit weit entfernt von *Clauzadea*. Die Strukturierung der Sporenaußenwand scheint bei diesen beiden Gattungen konvergent entstanden zu sein. Im Bereich der Porpidiaceae sind warzige Sporen nicht bekannt, wohl aber bei den zur "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe gezählten Arten. Diese erweisen sich in diesem Merkmal ebenfalls als variabel (PURVIS et al. 1992). "*L.*" *berengeriana* und "*L.*" *sanguineoatra* bilden Sporen mit glatten Außenwänden, "*L.*" *hypnorum* dagegen verfügt über solche mit warziger Oberfläche. Diese unterscheiden sich jedoch insofern von *C. immersa*, als das Perispor nicht erkennbar ausgebildet ist und die feinwarzigen Ornamente der Sporenwand hier nicht in eine gallertig wirkende Schicht eingebettet sind.

Die sehr unterschiedlich ausgebildeten Excipula innerhalb von *Clauzadea* bewerte ich ebenfalls nicht als gattungstrennendes Merkmal. Ihre Ausbildung muß im Zusammenhang mit der Art der Anheftung der Apothecien gesehen werden. Die Reduktion der Excipula verläuft jeweils parallel zur Einsenkung der Fruchtkörper in das Substrat oder den Thallus. Hier scheint es sich um eine ökologische Anpassung zu handeln. Ähnliche Verhältnisse finden sich in der Gattung *Amygdalaria*. Auch hier ist eine Abhängigkeit dieser beiden Merkmale festzustellen (BRODO & HERTEL 1987).

4.2. Beziehungen zu Gattungen der Porpidiaceae

Mit der Anhebung der "*Lecidea monticola* Gruppe" auf Gattungsniveau ließ sich diese scheinbar problemlos zur Familie der Porpidiaceae stellen (HAFELLNER 1984), schienen doch die amyloiden Röhren im Tholus und die halonaten Sporen überzeugende Argumente für diesen Schritt.

Jedoch führte *Clauzadea* schon auf der Basis der ursprünglichen Beschreibung durch HAFELLNER (1984) ein etwas isoliertes Dasein innerhalb der Porpidiaceen. Die für die Definition dieser Gattung wichtigen Merkmale, der Bau der conidiogenen Hyphen und die Conidiogenese teilte sie zunächst mit keiner anderen Gattung der Porpidiaceen. Alle übrigen Gattungen der Familie, die bacilliforme Conidien bilden, besitzen conidiogene Hyphen vom Typ II (VOBIS 1980). So beschreibt bereits SCHWAB (1986: 274) die conidiogenen Hyphen innerhalb

von *Porpidia* als ein bis dreizellig mit apikaler Abschnürung der Conidien, und diese als bacilliform (8–12/1–1,5 µm). Eigene Untersuchungen an *Farnoldia jurana* und *F. hypocrita* zeigen damit übereinstimmende Ergebnisse. Auch hier sind die conidiogenen Hyphen mehrzellig und entsprechen dem Typ II. Die Conidien werden von einer flaschenförmigen Endzelle ausschließlich apikal abgeschnürt. Auch in Form und Größe der Conidien besteht Übereinstimmung mit denen von *Porpidia*.

Mit zunehmender Erweiterung der Familie wurden auch andere Gattungen aufgenommen, die eine mit *Clauzadea* übereinstimmende Conidiogenese zeigen (*Bellemerea*, *Koerberiella*). Die Stellung der Gattung in dieser Familie wurde dadurch scheinbar gefestigt. In Tabelle 3 ist eine Aufgliederung der Porpidiaceae nach Conidienmerkmalen gezeigt, die eine Aufsplittung in drei Einheiten zeigt. Es wurden Daten von RAMBOLD (1989: 238) und RAMBOLD et al. (1990) mit verwendet.

Tab. 3: Aufgliederung der Porpidiaceae nach Conidienmerkmalen.

Form der Conidien	conidiogene Hyphen	Abschnürung	Gattungen
filiform	wohl Typ III	apikal	<i>Paraporpidia</i> , <i>Poeltiaria</i> zum Teil, <i>Stephanocyclos</i> , <i>Xenolecia</i> , <i>Stenhammarella</i>
bacilliform	Typ II	apikal	<i>Amygdalaria</i> , <i>Farnoldia</i> , <i>Immersaria</i> , <i>Notoleceidea</i> , <i>Poeltiaria</i> zum Teil, <i>Poeltidea</i> <i>Porpidia</i> , <i>Schizodiscus</i>
bacilliform	Typ VI	apikal, lateral	<i>Bellemerea</i> , <i>Clauzadea</i> , <i>Koerberiella</i>

Der Frage, ob eine derartige Vielfalt in einer Familie zu akzeptieren ist, soll hier nicht nachgegangen werden, wohl aber der durch dieses Merkmal signalisierten möglichen Beziehung zu den Gattungen *Bellemerea* und *Koerberiella*.

Koerberiella ist die einzige isidienbildende Gattung der Familie. Die lecanorine Berandung und die Bildung sekundärer Flechtenstoffe, insbesondere aber die lichenicolen Pilze, (*Arthonia almquistii*, *Endococcus propinquus* und *Sagediopsis aquatica*) die auf *Koerberiella wimmeriana* vorkommen, machen eine verwandtschaftliche Nähe zu *Clauzadea* unwahrscheinlich. RAMBOLD et al. (1990) diskutieren eine Beziehung von *Koerberiella* und *Bellemerea* aufgrund von Übereinstimmungen der Apikalzellen des Cortex. Das aspiciloide Excipulum von *Bellemerea* als Reduktionsform der Berandung eines eingesenkten Apotheciums läßt zwar eine Nähe zu *Clauzadea* möglich erscheinen, das mit I blau reagierende Perispor von *Bellemerea* spricht aber klar gegen eine Beziehung zu *Clauzadea*.

4.3. Beziehungen zur "Lecidea" hypnorum Gruppe

4.3.1. "Lecidea" delincta Nyl.

Von Beginn an wurde für diese Art einerseits eine enge Beziehung zu "Lecidea" *ahlesii* (Körb.) Nyl. vermutet, andererseits aber auch eine Nähe zur heutigen *Porpidia crustulata* (Ach.) Hertel & Knoph hergestellt, indem NYLANDER (1872) unterscheidende Merkmale der beiden Arten herausstellt. FRIES (1874: 439) bestätigt diese Abgrenzung und nimmt gleichzeitig eine Verbindung zu *Lecidea fuscorubens* (= *C. monticola*) an. ARNOLD (1882) ordnet "Lecidea" *delincta* seiner schon früher formulierten stirps *fuscorubens* zu (ARNOLD 1870), die er folgendermaßen charakterisiert: „...Biatoren mit dunkelbraunem Hypothecium und einem mehr oder weniger deutlich gelben, öfters farblosen, aber niemals blaugrünem Epithecium.“ Er wendet diese Merkmale konsequent an und da das Substrat nicht mit berücksichtigt wird, erreicht er eine überraschende Kombination von Arten, nämlich *Clauzadea monticola*, "Lecidea" *ahlesii* und von "Lecidea" *delincta*. ARNOLD (1882: 139, 140) schreibt: "Um die hier einschlägige, einigermaßen verwickelte Gruppe genügend zu sichten, ist zu-

nächst die Auffindung der Spermogonien bei mehreren Formen noch abzuwarten". RAMBOLD (in SANTESSON 1993: 111) vermutet eine enge Beziehung zu *Clauzadea*. Aufsammlungen aus dem 20. Jahrhundert wurden meines Wissens nach nur in Kanada gemacht (BRODO 1995). Um die undurchsichtigen Verhältnisse zu klären wurden alle erreichbaren Aufsammlungen der "*L. delincta*" untersucht und die Art typifiziert. Dabei wurde klar, daß "*Lecidea*" *delincta* conspezifisch mit "*Lecidea*" *ahlesii* (Körb.) Nyl. ist.

4.3.2. "*Lecidea*" *ahlesii* (Körb.) Nyl.

Über diese kaum beachtete Art war bislang wenig bekannt. Große habituelle und anatomische Ähnlichkeiten mit *C. monticola*, die zu auch Verwechslungen geführt haben, zusammen mit Hinweisen aus der Literatur (PURVIS et al. 1992: 323) deuteten engere Beziehungen zu *Clauzadea* an. Das häufige Vorkommen von Granula im Apothecium, die nicht halonaten Sporen, die fädigen Paraphysen, das stärker basal als lateral entwickelte Excipulum zeigen, daß diese Art dem Formenkreis um "*Lecidea*" *hypnorum* zuzuordnen ist. Mit den konstant einzelligen Sporen scheint diese Art "*L. sanguineoatra*" am nächsten zu stehen, deren Substratspezifität wohl nicht so eng ist wie bislang angenommen. Die Angaben von PURVIS et al. (1992) wonach "*L. sanguineoatra*" selten auch auf Stein zu finden ist, und aufgrund ihrer geringeren Sporenbreite von "*L. ahlesii*" zu trennen sei, unterstützen diese Ansicht. Es erscheint aber fraglich, ob beiden Taxa Artberechtigung zukommt. Naheliegender wäre es, die beobachteten Abweichungen bezüglich Substratwahl und Sporenbreite als Ausdruck einer natürlichen Variabilität zu werten und "*L. ahlesii*" als synonym mit "*L. sanguineoatra*" anzusehen. Eine endgültige Entscheidung über die Zugehörigkeit dieser Art sollte mit einer Gesamtbearbeitung der "*L. hypnorum*" Gruppe getroffen werden.

4.4. Steht *Clauzadea* der "*Lecidea*" *hypnorum* Gruppe nahe?

Unter dieser Bezeichnung werden hier die Arten "*L. hypnorum*", "*L. berengeriana*" und "*L. sanguineoatra*" (inklusive der wahrscheinlich synonymen "*L. ahlesii*") zusammengefaßt. Die beiden erstgenannten Arten wurden von HAFELLNER (1989) *Mycobilimbia* zugeordnet, verdienen aber wohl generische Eigenständigkeit (NIMIS 1993: 442).

Bereits ARNOLD (1870: 3) vermerkt eine Nähe von *C. monticola*, "*L. ahlesii*" und "*L. sanguineoatra*". Dieser Gedanke einer engen Beziehung der Gattung *Clauzadea* mit der "*L. hypnorum*" Gruppe wurde in neuerer Zeit wiederbelebt (COPPINS in NIMIS 1993: 443), und es erscheint mir gerechtfertigt, *Clauzadea* als ein Bindeglied zwischen den Porpidiaceen und der "*L. hypnorum*" Gruppe zu betrachten.

Für diese Gruppe liegen bislang keine Angaben über die Pycniden vor. Eigene Untersuchungen ergaben, daß diese Strukturen nur äußerst selten gebildet werden. Ich konnte feststellen, daß die conidiogenen Hyphen dem Typ VI (VOBIS 1980) entsprechen und die Conidiogenese apikal und lateral erfolgt. Dieser Befund bedarf dringend einer weiteren Absicherung, da er sich auf nur 2 Proben von "*L. sanguineoatra*" stützt, wird hier aber als Indiz mitverwendet.

Für eine Verknüpfung beider Gruppen spricht auch das Vorkommen von Hypnorum-Blau, das in *C. monticola* zwar nur selten, in der "*L. hypnorum*" Gruppe häufiger, jedoch auch nicht durchgängig auftritt und innerhalb der Porpidiaceae nicht anzutreffen ist. Eine Verbindung läßt sich ebenfalls herstellen über die stets geringer als die Excipula gefärbten Hypothecien und durch die teilweise vorhandenen Übereinstimmungen der amyloiden Röhre im Tholus des Ascus mit unklarer Begrenzung vor einem stark blauen Hintergrund, die hier als "Hypnorum-Typ" bezeichnet wird.

Vieles deutet darauf hin, daß *Clauzadea* eine Position zwischen den Porpidiaceen und der "*L. hypnorum*" Gruppe zukommt. Die endgültige systematische Stellung der Gattung kann jedoch erst im Kontext mit einer Neubearbeitung der Porpidiaceae und einer Revision der "*L. hypnorum*" Gruppe festgelegt werden. Daher wird die Gattung vorläufig innerhalb der

Porpidiaceae belassen. Hier kommt *Clauzadea* aber nach wie vor eine Randposition zu und es ist wahrscheinlich, daß die Gattung langfristig gesehen, ausgegliedert werden muß. Erste Ergebnisse molekularer Untersuchungen der Porpidiaceae stützen diese Auffassung. Diese Familie scheint demnach nicht monophyletischen Ursprungs zu sein (BUSCHBOOM & LUTZONI 2000, nach Poster am IAL4 in Barcelona). *Clauzadea*, vertreten durch *C. monticola*, wird in dieser Studie als verwandtschaftlich weit entfernt von *Porpidia*, *Amygdalaria* und *Bellemerea* angesiedelt.

Im folgenden soll anhand einer vergleichenden Zusammenstellung ausgewählter Merkmale die vermittelnde Stellung von *Clauzadea* zwischen den Porpidiaceen und der "L." *hypnorum* Gruppe deutlich gemacht werden.

Tab. 4: Zusammenstellung von Merkmalen, die *Clauzadea* als Bindeglied zwischen den Porpidiaceen und der "L." *hypnorum* Gruppe zeigt.

	Porpidiaceae s.str. nach Hafellner 1984 excl. <i>Clauzadea</i>	<i>Clauzadea</i>	"L." <i>hypnorum</i> Gruppe
Substrat	saures Gestein basisches Gestein Moose sehr selten	saures Gestein sehr selten basisches Gestein	Moose über saurem oder basischem Gestein, selten direkt auf Gestein
Sporen	farblos	farblos	farblos
Sporenspeicherung	unseptiert –	unseptiert –	unseptiert septiert
Perispor	stark entwickelt – –	stark entwickelt schwach entwickelt –	– schwach entwickelt nicht erkennbar
Sporenwand	unstrukturiert –	unstrukturiert strukturiert	unstrukturiert strukturiert
Tholus	"Porpidia-Typ" –	"Porpidia-Typ" "Hypnorum-Typ"	– "Hypnorum-Typ"
Paraphysen	teils moniliform	teils moniliform	nicht moniliform
Hypothecium	stärker pigmentiert als das Excipulum –	– schwächer pigmentiert als das Excipulum	– schwächer pigmentiert als das Excipulum
Pigmente	Superba-Braun Cinereorufa-Grün Atra-Rot –	Superba-Braun – – Bagliettoana-Grün ?	Superba-Braun – – Bagliettoana-Grün
Granula	–	Hypnorum-Blau, sehr selten	Hypnorum-Blau, sehr häufig
Conidiogenese	nur apikal –	– apikal und lateral	– apikal und lateral?
Parasit	<i>Zwackhiomyces</i> <i>martinatianus</i>	<i>Zwackhiomyces</i> <i>immersae</i>	<i>Zwackhiomyces</i> <i>berengerianus</i>
Flechtenstoffe	vorhanden fehlend	– fehlend	– fehlend

5. Schlüssel

5.1. Schlüssel der Arten

Hier sind neben *C. monticola*, *C. chondrodes*, *C. immersa* und *C. metzleri* auch die Arten mit berücksichtigt, die häufig mit *Clauzadea* verwechselt wurden: *Sarcogyne regularis*, *Lecidella stigmatea* und "*Lecidea*" *ahlesii*. Diese Arten lassen sich habituell von anderen Gruppen unterscheiden durch: einen unscheinbaren Thallus und niemals tief schwarze Apothecien, deren Rand nicht erhaben ist gegenüber der Scheibe.

- | | |
|---|------------------------------|
| 1 Apothecien in feuchtem Zustand bleibend hellbraun bis rotbraun | 2 |
| – Apothecien in feuchtem Zustand zuerst rotbraun, dann schwarz oder nur schwarz | 7 |
| 2 Apothecien angepreßt an das Substrat oder den Thallus | 3 |
| – Apothecien sitzend auf dem Substrat oder dem Thallus | 5 |
| 3 Sporen zu 8 im Ascus, 1-zellig, farblos, > 10/5 µm | 4 |
| – Ascus polyspor, Sporen 1-zellig, farblos, sehr klein | <i>Sarcogyne spec.</i> |
| 4 Sporen (ohne Perispor) ca. 17–26/6–11 µm; ellipsoid, schwach eiförmig oder birnenförmig; Perispor stark entwickelt, meist ohne klare Begrenzung; Hypothecium breit pfropfartig in das Substrat eingesenkt | <i>C. metzleri</i> |
| – Sporen (ohne Perispor) ca. 13–18/6–9 µm; ellipsoid, nie eiförmig oder birnenförmig; Perispor stark entwickelt, mit klarer Begrenzung; Hypothecium schmal stielartig in den Thallus eingesenkt | <i>C. chondrodes</i> |
| 5 Epihymenium und/oder Excipulum grünstichig, Tholusstruktur: "Lecanora-Typ" | <i>L. stigmatea</i> |
| – Epihymenium ocker bis braun, Tholusstruktur: Röhre | 6 |
| 6 Excipulum basal stärker entwickelt als lateral, Pigmentierung (im Dünnschnitt, 12 µm) hellbraun, von innen nach außen schwächer werdend; häufig mit dunklen Granula im Hypothecium | " <i>L.</i> " <i>ahlesii</i> |
| – Excipulum basal und lateral gleich stark entwickelt, Pigmentierung (im Dünnschnitt, 12 µm) gleichmäßig rotbraun bis schwarzbraun; nur ausnahmsweise mit dunklen Granula im Hypothecium | <i>C. monticola</i> |
| 7 Apothecien auf dem Thallus oder dem Substrat sitzend, Sporen nie warzig | 8 |
| – Apothecien ganz oder teilweise ins Substrat eingesenkt, Sporen bei Reife warzig | <i>C. immersa</i> |
| 8 Paraphysen nicht moniliform, apikal höchstens schwach verdickt; Sporen ohne erkennbares Perispor, Hymenium ca. 130 µm, siehe auch Merkmale unter 6 | " <i>L.</i> " <i>ahlesii</i> |
| – Paraphysen moniliform, apikal kopfig verdickt; Sporen mit schmalem Perispor, Hymenium ca. 100 µm, siehe auch Merkmale unter 6 | <i>C. monticola</i> |

5.2. Key to the species

Beside *C. monticola*, *C. chondrodes*, *C. immersa* and *C. metzleri* the species, which are found to be often confused with *Clauzadea* like *Sarcogyne regularis*, *Lecidella stigmatea* and "*Lecidea*" *ahlesii* are regarded as well. These species are distinguishable from other groups: by the indistinct thallus, the never completely deep black apothecia and a never prominent margin.

- | | |
|---|------------------------|
| 1 Apothecia permanent light to red brown when moistened | 2 |
| – Apothecia temporary red brown when damped, afterwards black, or black only | 7 |
| 2 Apothecia adpressed to the thallus or the substrate | 3 |
| – Apothecia sessile on the thallus or the substrate | 5 |
| 3 Asci 8-spored; spores one-celled, hyaline | 4 |
| – Asci polyspored; spores small, one-celled, hyaline, quite small | <i>Sarcogyne spec.</i> |
| 4 Spores (without perispore) ca 17–26/6–11 µm, ellipsoid, weakly ovoid or pear-like; perispore strongly developed, mostly without a clear limit; hypothecium broad, plug-like immersed into the substrate | <i>C. metzleri</i> |

- Spores (without perispore) ca. 13–18/6–9 μm , ellipsoid, never ovoid or pear-like; perispore strongly developed, with a distinct limit; hypothecium small stalk-like immersed into the thallus *C. chondrodes*
- 5 Epihymenium and/or excipulum with a green tinge, tholus: “Lecanora-Type” *L. stigmatæa*
- Epihymenium ochre to brown, tholus: tube 6
- 6 Excipulum basal stronger developed than lateral, pigmentation (thin sections, 12 μm), light brown, it decreases from the inner part to the outer edge; in the hypothecium frequently dark granula “*L.*” *ahlesii*
- Excipulum basal and lateral of the same size, pigmentation (thin sections 12 μm) equally, reddish brown to dark brown *C. monticola*
- 7 Apothecia sessile on the thallus or on the substrate, spores never ornamented 8
- Apothecia adpressed to immersed into the substrate; mature spores ornamented *C. immersa*
- 8 Paraphyses not moniliform, apically not or only slightly thickened; spores without an apparent perispore; hymenium ca. 130 μm ; notice the characters of 6 as well “*L.*” *ahlesii*
- Paraphyses moniliform, apically strongly thickened; spores with a thin developed perispore; hymenium ca. 100 μm ; notice the characters of 6 as well *C. monticola*

6. Die Gattung

***Clauzadea* Hafellner & Bellemère**

In: HAFELLNER Beih. Nova Hedwigia 79: 319 (1984).

- = *Lecidella* stirps *L. immersae* Körb., Parerga lichenol. 215 (1861).
- = *Lecidea* stirps *L. immersae* Th.Fr., Lich. Scand. 478–479 (1874).
- = *Oolithinia* M. Choisy & Werner, in WERNER, Cavanillesia 5(5):169 (1932) – nomen nudum.

Typusart:

Clauzadea monticola (Ach.) Hafellner & Bellem., bestimmt von HAFELLNER & BELLEMÈRE in HAFELLNER (1984).

Anmerkung:

Das Taxon *Oolithinia* M. Choisy & Werner ist ein nomen nudum. Es wurde von den Autoren als Synonym von *Protoblastenia* aufgefaßt und auch ohne Beschreibung veröffentlicht.

Literatur:

ANDREEV (1998: 133), CLAUZADE & ROUX (1985: 335), HAFELLNER (1984: 319), OZENDA & CLAUZADE (1970: 672), PURVIS et al. (1992: 211), WIRTH (1995: 343).

Beschreibung der Gattung:

Thallus: krustig, endo- oder epilithisch, weiß, grau, beige oder hellbraun, aus einem kaum differenzierten Hyphengeflecht mit unregelmäßig angeordneten Algen gebildet oder gegliedert in eine kaum wahrnehmbare lockere Medulla und eine Algenschicht, die nach oben mit einer Epinekralschicht aus lebenden oder toten Hyphenzellen bedeckt ist, in trockenem Zustand kaum das Substrat überragend oder unscheinbar und rimos oder eine glatte Schicht mit einer unebenen Oberfläche bildend, ohne erkennbare randliche Begrenzung, Isidien, Soredien oder Cephalodien werden nicht gebildet, bis 1 mm hoch; Prothallus nicht erkennbar; Tüpfelreaktionen K -, C -, I -, P -; Photobiont *Trebouxia* s.l.; *Trebouxia excentrica* (HILDRETH &

AHMADJIAN 1981 aus *C. metzleri*); *Asterochloris* spec. (BECK, ined., aus *C. monticola*).

Apothecien: 0,25–0,60–1,2 mm im Durchmesser, einzeln und rund oder in Gruppen und sich dann gegenseitig eckig verformend, sitzend, angepreßt oder eingesenkt in den Thallus oder das Substrat, nach dem Herauslösen aus dem Thallus oder dem Substrat teilweise Gruben hinterlassend; Basis stark oder schwach verengt, teilweise stipitat; Rand sehr schmal und nicht erhaben über die Scheibe, schwarz, sehr selten braun, matt, in Ausnahmen glänzend, reif bleibend oder verdrängt; Scheibe flach oder konvex, matt (in seltenen Ausnahmen glänzend), nicht pruinös, in trockenem Zustand dunkelbraun bis schwarzbraun oder schwarz, in angefeuchtetem Zustand bleibend rotbraun oder kurz rotbraun und dann rasch schwarz werdend oder schwarz.

Excipulum: frei von Algen, lateral und basal deutlich entwickelt bis stark reduziert, gelbbraun, rotbraun oder schwarzbraun (Superba-Braun); Granula vom Typ Hypnorum-Blau können vorkommen; Pigment mit gleichmäßiger Verteilung über das gesamte Excipulum oder ein farbloser Innenbereich wird von einer breiten pigmentierten Randzone umschlossen; Excipularhyphen stark verklebt, im Innenbereich verzweigt und anastomisierend, im Außenbereich parallele oder unregelmäßige Anordnung; Randzellen mäßig bis stark verdickt und nicht abweichend pigmentiert.

Hypothecium: umgekehrt spitzkegelig, breit pfropfartig in das Substrat oder schmal stielartig in den Thallus ragend, gelbbraun, orangebraun oder rotbraun (Superba-Braun), stets geringer pigmentiert als das Excipulum; Pigmentierung sehr stark oder schwach, immer von oben nach unten abnehmend; Granula vom Typ Hypnorum-Blau können vorkommen.

Hymenium: unpigmentiert, stark verklebt; Granula vom Typ Hypnorum-Blau können vorkommen; Epihymenium unterscheidbar durch die braun bis ocker pigmentierte Hymenialgallerte im Bereich der Apikalzellen, seltener ist das Pigment an die Zellwände angelagert (Superba-Braun); Subhymenium nicht abgrenzbar.

Paraphysen: teilweise moniliform, verzweigt und anastomisierend, apikal schwach bis deutlich verdickt.

Ascus: leicht keulig, 8-sporig; Außenwand I reaktiv, rb-Typ (BARAL 1987); Tholus mit sehr kleiner Okularkammer, I reaktiv, bb-Typ (BARAL 1987); mit schwach oder stark divergierender nach oben offener amyloider Röhre, teils "Porpidia-Typ" (HAFELLNER 1984) teils "Hypnorum-Typ".

Sporen: unseptiert, unpigmentiert, ellipsoid, ovoid oder birnenförmig; Perispor deutlich bis schwach ausgebildet, klare oder diffuse Begrenzung, glatt oder grob warzig.

Pycniden: sehr häufig oder mäßig häufig, laminal und/oder marginal angeordnet, einzeln, in Gruppen oder in Reihen stehend, rund oder sackartig, sitzend bis eingesenkt, ein- oder mehrkammerig, braun und lichtabhängig pigmentiert; conidiogene Hyphen septiert, selten verzweigt oder verwachsend; Conidiogenese apikal und lateral an bajonettförmigen Fortsätzen der conidiogenen Zellen; Conidien bacilliform.

Chemie: keine sekundären Flechtenstoffe mit TLC feststellbar.

6.1. Gattungsgliederung

Clauzadea ist durch verschiedene, übereinstimmende anatomische Merkmale gegenwärtig eine gut umgrenzte und klar definierte Gattung. Einige der Kennzeichen sind konstant, andere zeigen nur graduelle Verschiedenheit, manche weisen jedoch deutlichere Differenzierungen auf, die in Tab. 5 zusammengestellt sind und die gleichzeitig eine weitere Unterteilung der Gattung in drei Untereinheiten möglich erscheinen lassen. Eine endgültige Beurteilung dieser Unterschiede wird auch durch die geringe Anzahl der betroffenen Arten erschwert und muß zu diesem Zeitpunkt offen bleiben. Da sich diese Unterteilung auf sehr wenige Merkmale stützt, habe ich auf die Aufstellung von Untergattungen und Sektionen verzichtet. Bemerkenswerterweise deckt sich die in Tab. 5 vorgenommene Einteilung mit dem System KÖRBERS (1860, 1861) insofern, als er die vier Arten auch drei verschiedenen Einheiten zuordnete.

Tab. 5: Kriterien für eine denkbare, weitere Untergliederung der Gattung *Clauzadea* in drei Einheiten.

	<i>C. monticola</i>	<i>C. immersa</i>	<i>C. chondrodes</i> und <i>C. metzleri</i> Gruppe
Paraphysen	moniliform	nicht moniliform	nicht moniliform
Verzweigungsgrad der Paraphysen	stark	gering	gering
Anastomisierungsgrad der Paraphysen	stark	gering	gering
Ausbildung des Halo	schwach < 1 µm	deutlich > 1 µm	deutlich > 1 µm
Sporenwand bei Reife	glatt	grob warzig	glatt
Tholus	“Porpidia-Typ” “Hypnorum-Typ”	“Porpidia-Typ” –	– “Hypnorum-Typ”

6.2. Die Arten

6.2.1. *Clauzadea monticola* (Ach.) Hafellner & Bellem.

In: HAFELLNER Beih. Nova Hedwigia 79: 319 (1984) ≡ *Lecidea lapicida* var. *monticola* Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl. p. 232 (1808) ≡ *Lecidea monticola* (Ach.) Schaer., Lich. helv. spic. sec. 4 p.161 (1833) ≡ *Biatora monticola* (Ach.) Hepp, Die Flechten Europas no. 262 (1857) ≡ *Lecidella monticola* (Ach.) Kremp., Denkschr. Königl. Bayr. Bot. Ges. Regensburg 4: 197 (1861) ≡ *Protoblastenia monticola* (Ach.) J. Steiner, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 61: 48 (1911). Typus: “Helvetia” [Schweiz, wohl von J. SCHLEICHER gesammelt und zugesandt] (H-Ach 93 – Lectotypus, hiermit bestimmt).

- = *Biatora fuscorubens* Nyl., Bot. Not. p. 183 (1853) ≡ *Lecidea fuscorubens* (Nyl.) Nyl., Lich. Scand. p. 199 (1861) ≡ *Lecidella fuscorubens* (Nyl.) Stein, in: COHN, Krypt.-Fl. Schlesien (1879) ≡ *Protoblastenia fuscorubens* (Nyl.) J. Steiner ex Räsänen, Ann. Bot. Soc. Vanamo 12(1): 85 (1939). Typus: [Schweden], Västmanland, Arboga [par.], Ällholmen, O.G. BLOMBERG (UPS – Neotypus, hiermit bestimmt).
- = *Biatora ochracea* Hepp, Die Flechten Europas no. 263 (1857) ≡ *Lecidella ochracea* (Hepp) Körb., Parerga lichenol. p. 210 (1861) ≡ *Lecidea ochracea* (Hepp) Zwackh, Flora 45: 519 (1862) ≡ *Protoblastenia ochracea* (Hepp) Zahlbr., Cat. lich. univ. VII: p. 14 (1930). Typus: [Schweiz], “Auf Oolith-Geröll, in Gesellschaft von *B. rupestris* v. *rufescens* [= *Protoblastenia rupestris*], bei Liestal, Baselland. H[epp]” (M – Lectotypus, hiermit bestimmt).
- = *Sarcogyne chalcomaura* Norman, Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 5: 358 (1868). Typus: [Norwegen], “In insula Tromsø” (O – Lectotypus, hiermit bestimmt).
- = *Lecidea sympathetica* Taylor, in: LEIGHTON, Lich. Fl. Gr. Brit. p. 257 (1871). Typus: [Irland], “Irl. Dunkerron Herb. Borrer” (K in BM – Lectotypus, hiermit bestimmt).
- = *Lecidea subacervata* Müll. Arg., Flora 55: 486 (1872). Typus: [Frankreich, Ain], “Dolomitblöcke des Reculet 7.7.1872” (G – Lectotypus, hiermit bestimmt).
- = *Lecidea fuscorubens* var. *goniophiloides* Vain., Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 10: 39 (1883). Typus: [Finnland, Kuusamo], “Kuoppaojan kalliot, 1877, E. WAINIO”. [In rupe calcaceo-schistosa prope Kuoppaoja in regione abietina paroeciae Kuusamo. Heute: Rußland, Karelien] (TUR-Vain 23706 – Holotypus).
- = *Lecidea fuscorubens* var. *planata* Vain., Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 10: 39 (1883). Typus: [Finnland]; “Kuusamo, Kuoppaoja, 1877, E. WAINIO”. [In rupibus calcareis et chloritico-schistosis prope Kuoppaoja in regione coniferarum mixtarum paroeciae Kuusamo. Heute: Rußland, Karelien] (TUR-Vain 23707 – Holotypus).

- = *Lecidea rubiginéoatra* Vain., Ark. Bot. 8 (4): 136 (1909). Typus: [Rußland, Tschuktschen Halbinsel], "Sibirien, Pitlekai", [67,07N, 173,24W, Winterquartier der Vega-Expedition; in regione meridum versus a pago Pitlekai 1878/1879, E. ALMQUIST] (S – Holotypus).
- = *Lecidea caementicola* Erichs., Ann. Mycol. 38: 315 (1940). Typus: Deutschland, Schleswig-Holstein, Kreis Süder-Ditmarschen, Arkebek bei Albersdorf, an Zement eines Bahntunnels, 26.6. 1923; ERICHSEN s.n. (HBG – Holotypus).
- = *Lecidea conrescens* H. Magn., Ark. Bot. 33 A (1): 49 (1946). Typus: [Schweden], "Lycksele Lappmark, par. Tärna, Strimasund, [Strömaknösen], upon boulder, 650m, 22.7.1924, H. MAGNUSSON 8858" (S – Holotypus).

Anmerkungen:

HAFELLNER (1984) gibt das Basionym dieser Art abweichend mit *Lecidea monticola* Acharius in SCHAEERER, Lich. helvet. spicil., sec. 4–5: 161 (1833) an.

Biatora ochracea Hepp, Die Flechten Europas no. 263 wird von NYLANDER (1857) synonym mit *Lecidea parasema* f. *lutosa* Nyl. gesehen. Laut ZAHLBRUCKNER (1927 IV: 22) ist *L. parasema* var. *lutosa* Nyl. synonym mit *Catillaria phillipea* (A.Massal.). Möglicherweise ist HEPPS Exsikkat heterogen. Bei dem hier untersuchten und als Typus ausgewählten Exemplar handelt es sich jedenfalls um *C. monticola*.

Biatora fuscorubens Nyl.: In H-Nyl. findet sich kein Material, das NYLANDER zur Beschreibung der Art vorlag. Diese Tatsache wird bereits von VAINIO (1934: 69) erwähnt. Als Neotypus habe ich Material ausgewählt, das in der Nähe des locus classicus [Schweden, Västmanland], "Salä" gesammelt wurde.

Protoblastenia fuscorubens (Nyl.) J.Steiner: Diese Umkombination scheint nicht auf STEINER zurückzugehen. Sie wird ihm lediglich von RÄSÄNEN (1939) zugeordnet.

Lecidea subochracea Nyl.: wurde von NYLANDER als nomen novum für *Lecidea ochracea* Hepp [non Dietr.] eingeführt, um Verwechslungen mit *Lecanora ochracea* (= *Caloplaca ochracea* (Schaeer.) Flagey) zu vermeiden. Sein neuer Name war schon bei seiner Einführung überflüssig und damit illegitim.

Oolithinia ochracea M. Choisy & Werner in WERNER (1932): Dieses Taxon ist, wie auch die Gattung *Oolithinia* illegitim, da es ohne Beschreibung veröffentlicht wurde.

Literatur:

ANDREEV et al. (1998: 133), ARNOLD (1884: 552, 553), FRIES (1874: 440), FRÖBERG (1989: 56), GIRALT et al. (1997: 116, 128), HERTEL (1977: 344, 1991: 302), KÖRBER (1861: 224), LETTAU (1954: 251), RENOBLES (1996: 92), NAVARRO-ROSINÉS (1992: 142), SMITH (1926: 45), TÜRK & POELT (1993: 38), VAINIO (1934: 69).

Beschreibung der Art:

Thallus: sehr variabel, endo- bis epilithisch, braun, hellbraun, ocker, grau oder weiß, matt, in trockenem Zustand rimos oder selten areoliert, in angefeuchtem Zustand eine geschlossene und schwach warzige Schicht bildend, deutlich geschichtet in eine mit Oxalat durchsetzte weiße Medulla, eine Algenschicht und eine abschließende Cortexschicht aus pigmentierten lebenden Hyphenzellen; Höhe bis etwa 1 mm.

Apothecien: 0,3–0,7–1,2 mm im Durchmesser, einzeln und rund oder in Gruppen und sich dann gegenseitig verformend, sitzend, selten angepreßt, nach dem Herauslösen keine Gruben im Thallus oder Substrat hinterlassend; Basis stark verengt; Rand schwarz, selten braun, matt (jung auch glänzend), dünn, glatt oder wellig eingefaltet, reif bleibend oder verdrängt; Scheibe flach oder konvex, matt oder sehr selten glänzend, in trockenem Zustand braun, schwarzbraun oder schwarz, in angefeuchtem Zustand kurz braun bis rotbraun und dann rasch schwarz werdend oder schwarz.

Excipulum: lateral und basal deutlich entwickelt, dunkelbraun, rotbraun oder schwarz-

braun, mit gleichmäßiger Verteilung des Pigments; laterale Breite 25–61–100 µm; basale Breite 35–66–100 µm; Excipularhyphen im Innenbereich verzweigt und anastomosierend, im Außenbereich parallel radiär angeordnet; Randzellen leicht verdickt; apikale Zellen (die folgenden Werte beruhen auf wenigen Messungen und sind nicht statistisch abgesichert) Länge 3–5–8 µm, Breite 3–3,3–4 µm; subapikale Zellen Länge 4–6–9 µm, Breite 1–1,8–2 µm; Granula vom Typ Hypnorum-Blau können vorkommen.

Hypothecium: von oben nach unten abnehmend orangebraun oder ockerbraun, stets geringer pigmentiert als das Excipulum und immer klar von diesem zu trennen, umgekehrt spitzkegelig, sehr selten mit Granula vom Typ Hypnorum-Blau durchsetzt.

Hymenium: 50–76–120 µm hoch, unpigmentiert und trüb, sehr selten mit Granula vom Typ Hypnorum-Blau; Epihymenium braun bis ockerfarben pigmentiert.

Paraphysen: moniliform, sehr häufig anastomosierend und verzweigt; apikale Zellen kopfig verdickt, Länge 5–5,8–9 µm, Breite 3–4,1–5 µm; subapikale Zellen Länge 5–8,6–12 µm, Breite 1–1,9–3 µm.

Ascus: leicht keulig, Länge 40–60–83 µm, Breite 7–11,2–18 µm; Tholus mit sehr kleiner Okularkammer und amyloider, nach oben offener, schwach oder stark divergierender Röhre, dem "Porpidia-Typ" oder dem "Hypnorum-Typ" zuzuordnen; Tholushöhe 3–5,2–10 µm.

Sporen: ellipsoid, mit schmalen Perispor, nicht warzig, Länge incl. Perispor (8–) 9,0–9,8–12,7(–15) µm, Breite incl. Perispor (4–) 4,5–6,4–7,8(–10) µm, Länge excl. Perispor (7–) 7,4–9,4–12(–14) µm, Breite excl. Perispor (3–) 3,5–4,6–6,3(–7) µm; Längen/Breitenindex 1,6–2,0–2,6; Breite des Perispor 0,5–0,9–1,5 µm.

Pycniden: mäßig häufig, laminal angeordnet, einzeln stehend, rund, sitzend, halbeingesenkt oder eingesenkt, ungekammert; conidiogene Hyphen septiert, verzweigt und teilweise verwachsend; Conidiogenese apikal und lateral; Conidien bacilliform, Länge 4–4,5–5 µm, Breite 1–1,5–2 µm.

Diskussion:

Die Untersuchung der Sporen ist oft schwierig. Bei altem Herbarmaterial sind sie häufig so stark geschädigt, daß keine zuverlässigen Aussagen mehr möglich sind. Bei frischem Material ist es schwer, sie freizupressen und eine Beurteilung, insbesondere des Perispor, ist bei Sporen, die im Ascus liegen kaum möglich. Das Perispor ist glatt, strukturlos und entsprechend der geringen Sporengröße nur schwach ausgebildet und häufig schwer zu erkennen. Die Überprüfung der Aussage, nur junge Sporen seien halonat (HAFELLNER 1984: 319) scheitert an der Frage, welche Sporen als jung anzusehen sind. Geht man von der Annahme aus, daß große Sporen reif sind, kleine dagegen unreif, so konnte keine Korrelation zwischen Sporengröße und Ausbildung des Perispor festgestellt werden. Wertet man dagegen Unterschiede in der Sporengröße als Ausdruck einer natürlichen Variabilität, so ist es nicht möglich, den Reifegrad der Sporen zu beurteilen. Dann ist es aber auch nicht möglich, daraus einen Zusammenhang mit der Entwicklung des Perispor abzuleiten.

C. monticola hat die Tendenz, Granula (siehe auch Pigmente und Granula) zu bilden und im Hypothecium, Excipulum und Hymenium einzulagern. Bei etwa 4% der untersuchten Belege war dieses Phänomen feststellbar. Es ist unklar, welche Umstände die Bildung der Granula auslösen. Die Fundorte dieser Proben liegen über ganz Europa verteilt von Sibirien bis ins mediterrane Gebiet und sind über alle Höhenlagen von 50 m bis 2000 m gestreut. Ein Einfluß der Lichtverhältnisse kann ebenfalls ausgeschlossen werden. Es ist denkbar, daß eine unterschiedliche Zusammensetzung des Substrats auslösend wirkt. Möglich ist, daß die Bildung der Granula lediglich der Ausdruck einer Überproduktion einer chemischen Substanz ist, die abgelagert werden muß.

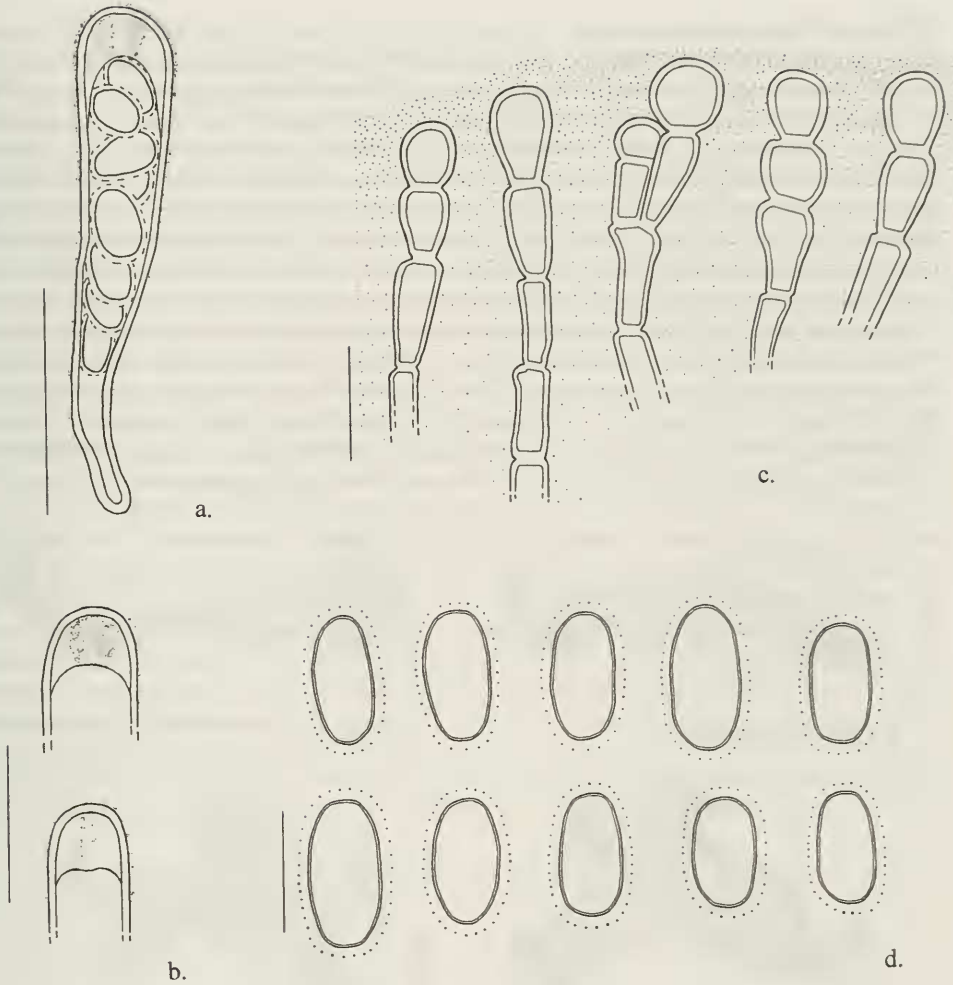


Abb. 5: *C. monticola*: a. Reifer Ascus mit amyloid reagierender Außenwand und undeutlich begrenzter amyloider Röhre im Tholus, nach Behandlung mit K/HCl/I, Meßstrich = 25 μm . b. Zwei Beispiele für die Variabilität der amyloiden Tholusstruktur. Oben: breit, "kissenartig", stark pigmentiert. Unten: schmal, schwach divergierend, gering pigmentiert, vor hellblauem Hintergrund, nach nach Behandlung mit I, Meßstrich = 20 μm . c. Apikaler Bereich einzelner Paraphysen, mit zunehmend verdickten, an den Septen eingeschnürten Zellen. Die im Bereich des Epithymeniums ocker bis braun pigmentierte Hymenialgallerte ist angedeutet, nach K, Meßstrich = 10 μm . d. Sporen mit schmalem, hyalinen Perispor in H_2O Meßstrich = 10 μm .

Verwechslungsmöglichkeiten:

Es besteht eine habituelle Ähnlichkeit mit *Catillaria picila*. Der erste flüchtige Eindruck der Gestalt der schwach konvexen, schwarzbraunen Apothecien kann zu einer Verwechslung führen. Die beiden Arten sind jedoch klar anhand der abweichenden Pigmentreaktionen und der unterschiedlichen Tholusstrukturen voneinander zu trennen. Außerdem ist eine, besonders bei älteren Proben, häufige Verwechslung mit *Lecidella stigmatea* zu beobachten. Die unterschiedliche Pigmentierung der Hypothecien und das Fehlen von Cinereorufa-Grün bei *C. monticola* im Gegensatz zu *L. stigmatea* sowie die völlig abweichenden Tholi und Conidien ermöglichen jedoch eine zuverlässige Trennung der beiden Arten.

Schad- und Regenerationsformen:

Bei scheinbar intakten Apothecien weisen eine fehlende Pigmentierung des Epihymeniums oder kollabierte Apikalzellen der Paraphysen auf leichte Schädigungen hin, wie sie durch Windschliff verursacht werden können. Deutlichere Schadbilder entstehen dagegen durch Tierfraß. Es fällt auf, daß die Tiere offenbar die gering pigmentierten und damit weicheren Strukturen bevorzugen. Sie fressen das Hymenium aus und lassen das stark pigmentierte, harte Excipulum schüsselartig stehen. Aus diesen Überresten kann sich ein Apothecium regenerieren, das dann ein mächtiges Hypothecium entwickelt, sehr stark konvex aufgewölbt ist und gerne ein knolliges, hirnartiges Aussehen zeigt. Es werden an mehreren Stellen Hymenien gebildet, die nur durch hypotheciales Gewebe voneinander getrennt sind (Abb. 6d).

Äußerlich sehr ähnlich können Altersformen der Apothecien sein. Auch sie haben ein stark konvexes und knolliges Aussehen, das jedoch anderen Ursprungs ist. Bei reifen Apothecien können sich im Excipulum neue Apothecieninitialen bilden (Abb. 6b), die mit zunehmender Entwicklung zu einer welligen Einfaltung des Randes führen. Diese Apothecien sind dann habituell kaum von den Regenerationsformen zu unterscheiden. Auch hier finden sich mehrere Hymenien, die jedoch klar durch Excipula voneinander getrennt sind (Abb. 6c).

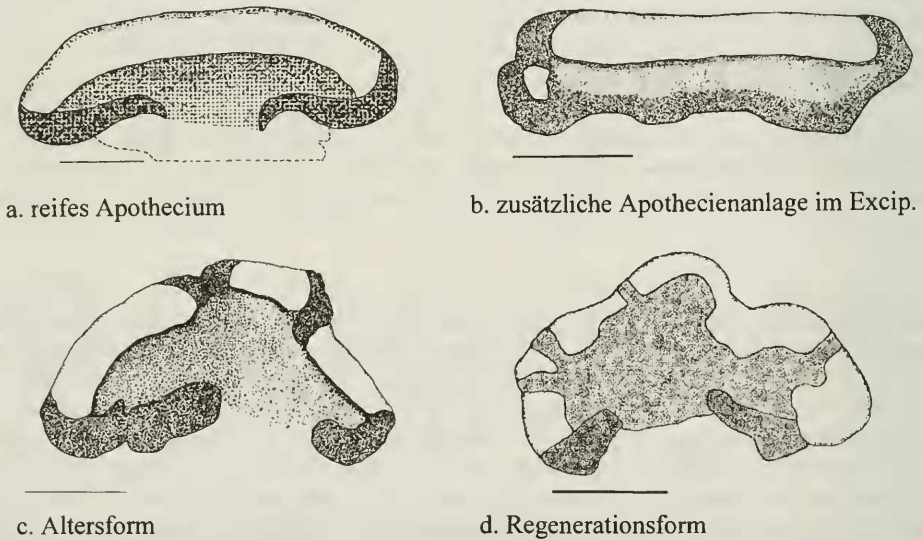


Abb. 6: *C. monticola* Längsschnitte verschiedener Apothecien, Maßstrich = 200 µm.

Substrat/Ökologie/Soziologie:

C. monticola findet sich auf kalkhaltigem Gestein aller Art. Sie besiedelt gleichermaßen Sedimentgestein wie auch metamorphe Gesteine, und ist auch in der Lage auf anthropogenen Substraten (Mörtel, Zement) zu wachsen. Bereits VAINIO (1934: 70) beschreibt die Substrattoleranz dieser Art und nennt für den skandinavischen Raum neben Kalken auch Granit und Gneis als Substrat. Tatsächlich fand sich *C. monticola* im nordeuropäischen Raum häufiger auch auf nur schwach kalkhaltigen und kalkfreien Substraten. Weder in Mittel- noch in Südeuropa findet sich eine vergleichbare Häufung dieser Abweichung. Eine Kalkimprägnierung durch Wind oder Wassereintrag im Verein mit einem humiden Klima könnte ausreichend sein, an manchen Standorten auch diese Substrate zu besiedeln. Dies ist deutlich nachzuvollziehen bei Vorkommen auf Feuersteinen der Insel Rügen. Die hohe Luftfeuchte und der Eintrag kreidehaltiger Stäube, sofern den Feuersteinen nicht sogar noch eine Kruste aus Kreide anhaftet, sind ausreichend, diese als Substrat zu tolerieren. Die geringe Größe und schlechte Entwicklung dieser Proben läßt vermuten, daß dies kein optimaler Standort ist. In sehr

seltenen Fällen wird auch Holz und Rinde als Substrat akzeptiert, wie schon von FRIES (1874) beobachtet. *C. monticola* gehört zu den Ubiquisten, die alle Florenzonen der Holarktis besiedeln und in allen Höhenstufen zu finden sind. Sie gedeiht auch bei mäßiger Luftverschmutzung und leichtem Nährstoffeintrag. Sie ist die Art der Gattung, die am wenigsten auf ein bestimmtes Mikro-klima angewiesen ist. Die Art ist auf kleinen und größeren, langfristig taufeuchten Steinen in Schotterflächen oder auch in feuchten, begrastten Flächen und an Wegrändern zu finden. Genauso wächst sie aber auch in luftfeuchten Verhältnissen an senkrechten Flächen anstehender Blöcke und an Felswänden. Stark besonnte, südexponierte Standorte werden genauso besiedelt wie auch beschattete Plätze in Laubwäldern (ARNOLD 1884). *C. monticola* ist die Art der Gattung mit der weitesten ökologischen Amplitude und damit die am wenigsten gefährdete Art der Gattung. Die Begleitarten von *C. monticola*, die an den untersuchten Herbarbelegen vorgefunden wurden, ergeben ein typisches Bild, das innerhalb der Gattung nur geringfügig variiert. Neben dem häufigen gemeinsamen Vorkommen mit unterschiedlichen Arten der Gattung *Protoblastenia*, in erster Linie jedoch *P. rupestris*, sind Vergesellschaftungen mit verschiedenen Arten der Gattung *Verrucaria* sehr häufig. Hierbei ist allerdings *V. nigrescens* nur selten beteiligt. Auch die Beziehung zu verschiedenen Arten von *Caloplaca* ist typisch. Die Vergesellschaftung mit *Opegrapha saxatilis* und *O. dermutata* ist beschränkt auf den mediterranen Raum. In wenigen Fällen tritt *Farnoldia jurana* im alpinen Bereich als Begleitart von *C. monticola* auf. Ebenso kommt *Lecanora crenulata* gemeinsam mit *C. monticola* vor. Die Vergesellschaftung mit Blaualgen und Blaualgenflechten ist seltener. Auch der häufige Befall des Thallus durch *Muellerella pygmaea* var. *athallina* ist weitgehend beschränkt auf *C. monticola*. Aus der Vielzahl weiterer, weniger häufig neben *C. monticola* wachsender Begleitarten kommt der Vergesellschaftung mit *Rinodina bischoffii* eine besondere Bedeutung zu. Nicht nur *C. monticola*, sondern auch *C. immersa* und *C. metzleri* können gemeinsam mit dieser Flechte auftreten. Dagegen wurden die drei Arten von *Clauzadea* jedoch in keinem Fall miteinander wachsend gefunden. *Rinodina bischoffii* verfügt offenbar über ein viel weiteres ökologisches Spektrum als die Arten von *Clauzadea*.

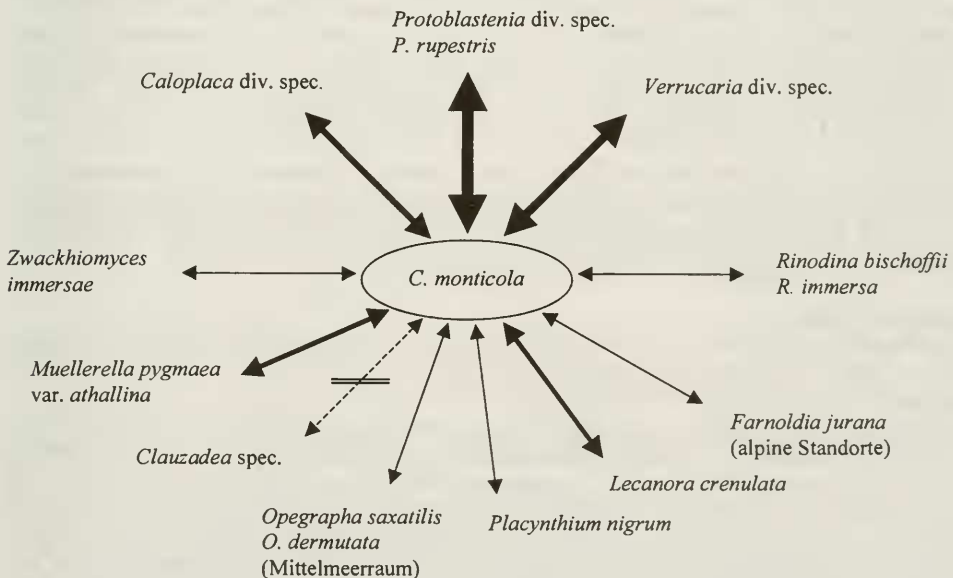


Abb. 7: Grafische Darstellung der wichtigsten Gattungen und Arten, die gemeinsam mit *C. monticola* vorkommen. Die Stärke der Pfeile drückt die Häufigkeit des gemeinsamen Vorkommens aus. Außerdem wird die Beziehung der Arten der Gattung untereinander und zu spezifischen Begleitarten gezeigt. Besteht keine Beziehung, so ist der Pfeil durchgestrichen.

Verbreitung:

C. monticola gedeiht als einzige Art der Gattung auch in der Arktis und zeigt damit das weiteste Areal, das vornehmlich in der Verfügbarkeit des Substrats seine Grenzen findet, während die übrigen mehr wärmeliebenden Arten auf ein gemäßigtes Klima angewiesen sind und dadurch ein deutlich eingeschränktes Areal aufweisen. Wenn auch die ganz überwiegende Mehrzahl aller bekannten Funde aus Europa stammt, so ist *C. monticola* doch eine verbreitete, auch aus Nordamerika, Asien und Neuseeland bekannte Art. Augenblicklich ist schwer zu beurteilen, ob die Spärlichkeit der außereuropäischen Funde nur ein Ausdruck geringer Sammelintensität ist oder ob die Art in Europa tatsächlich ein Verbreitungszentrum zeigt. Die Zufälligkeit der untersuchten Belege ergeben auf der vorgelegten Verbreitungskarte nicht für alle Gebiete ein zutreffendes Bild des Areals. So ist das Vorkommen in England und Irland wesentlich dichter, als die Karte aussagt (PURVIS et al. 1992). Auch im Mittelmeerraum, insbesondere auf der iberischen Halbinsel (RENOBALES 1996) und in Italien (NIMIS 1993) ist *C. monticola* eine häufig anzutreffende Flechte. In den bislang veröffentlichten Checklisten der übrigen Anrainerstaaten des Mittelmeeres, so: Jordanien (EL-OQLAH et al. 1986), Marokko (SEAWARD 1996), Türkei (JOHN 1996) und Tunesien (SEAWARD 1996) wird diese Art geführt, mit Ausnahme von Israel (GALUN et al. 1996). Da jedoch keine einschränkende Faktoren zu erkennen sind, ist es sicher nur eine Frage der Zeit, bis *C. monticola* auch dort gefunden wird. Für Skandinavien zeigt die Verbreitungskarte ein realistisches Bild und spiegelt die nur lokalen Kalkvorkommen wider. Aus Osteuropa und dem asiatischen Teil Rußlands lagen mir nur wenige Aufsammlungen vor. Hier sind, vermutlich auch substratbedingt, nur vereinzelte Vorkommen bekannt. ANDREEV et al. (1998) melden die Art noch von Nowaja Semlja, von der Tschuktschen Halbinsel, vom Kaukasus, Ural, Jakutsien und aus Kirgisien.

Exsikkate:

ANZI, Lich. Lang. 572 (M); ARNOLD, Lich. exs. 11 (M, W); 11b (M, W); 23 (GOET, W, W); 23b (H, M); 45 (M, W); 46 (M, W); ARNOLD, Lich. Mon. exs 43 (M, W); 44 (M); 354 (M); BRITZELMAYR, Lich. exs. 238 (H); FLAGEY, Lich. Alg. 255 (H, W); FLAGEY, Lich. Franche Comté 328 (M); HARMAND, Lich. Loth. 814 (W); HAVAAS, Lich. exs. Norv. 511 (H); HEPP, Flecht. Europ. 262 (M, M.); 263 (M); HERTEL, Lecid. exs. 142 (GZU, M); 165 (GZU, M); 242 (GZU, M); JOHNSON, Lich. Herb. exs. 336 (W); KÖRBER, Lich. sel. Germ. 376 (M, M, W); LARBALESTIER, Lich. Herb. exs. 64 (W); 137 (W); MALME, Lich. suecici exs. 965 (H); OLIVIER, Herb. Lich. exs. 385 (M, W); VEZDA, Lich. Bohem. exs. 38 (M).

Folgende als *Lecidea* oder *Biatora ochracea* bzw. *Biatora picila* var. *alpestris* herausgegebene Exsikkatennummern sind fehlbestimmt. Die endgültige Zuordnung war nicht zu klären:

CLAUDEL & HARMAND, Lich. gall. exs. 523 (W); FLAGEY, Lich. Alg. exs. 256 (H, W); RABENHORST, Lich. europ. exs. 772 (H, W); ARNOLD, Lich. exs. 412 (M)

Untersuchte Belege:

Norwegen. Tromsø, 69°4'N, 18°58'E, *Norman* (O) – Sör Trøndeland, Dovrefjell, Vinstradal, 61°36'N, 9°45'E, Abbrüche schwach kalkhaltiger Schiefer, 1030 m, *Buschhardt & Poelt* (GZU) – Christiania (Oslo), 59°55'N, 10°45'E, *Moe* (M).

Schweden. Torne Lappmark: Kopparsås, Abhänge des Låktatjåkka, 68°14'N, 19°40'E, 950–1000 m, 3.8.1980, *Poelt* (GZU). – Lycksele Lappmark: par Tärna Strimasund, 66°03'N, 14°53'E, 650 m 29.7.1924, *Magnusson* (S-Holotypus). – Västmanland: Arboga par., Allholmen, 59°24'N, 15°51'E, 1864, *Blomberg* (UPS - Neotypus). – Närke: Tyslinge par., Garphyttan, 59°20'N, 14°55'E, 200 m, 1.5.1987, *Muhr 9913* (M, GZU - Hertel, Lecid. exs. 242). – Södermannland: Trosa, Öbolandet, 58°54'N, 17°35'E, 26.6.1925, *Malme* (H - Malme, Lich. suecici exs. 965). – Bohuslän: Laka, par. Valla Tjörn, 58°05'N, 11°40'E, 22.8.1920, *Magnusson, 5147* (NY). – Västergötland: Skaraborg, HLLS, Kinnekulle, 58°35'N, 13°23'E, 1890, *Detterstedt* (H - Nyl. 20957). – Östergötland: Krokek, 58°40'N, 16°24'E, 16.7.1952, *Kjellmert* (S). – Gotland: Hallbro slott., 57°52'N, 18°45'E, VI.1917, *Vrang* (W). – Öland: Gårdby, 56°35'N, 16°35'E, 0–50 m, 3.8.1987, *Fröberg L725* (Herb. Fröberg) – Skåne: Andrarum, 55°43'N, 13°59'E, 1892, *Hellbom* (W).

Finnland. Regio kuusamoensis: Kuusamo, Paljakka, 65°57'N, 24°57'E, 220 m 25.7.1938, *Ahti* (H). – Ostrobothnia media: Simo, Palokari, 65°39'N, 25°01'E, 14.8.1846, *Räsänen* (H). – Savonia borealis: Kuopi, Tervassalo, Hautasaari, 62°54'N, 27°40'E, 3.8.1909, *Linkola* (H). – Karelia borealis: Juuga, Polvela, 63°13'N, 29°20'E, 5.8.1972, *Vitikainen* (H). – Alandia: Kumlinge, in insula Būrō, 60°16'N, 20°47'E, 18.2.1882, *Hollmén & Sederholm* (W). – Regio aboënsis: Pargas, Simonky, 60°18'N, 22°20'E, 1872, *Eching* (H). – Nylandia: Tvärminne, Brändskär, 59°50'N, 23°12'E, 19.6.1825, *Pochha* (H).

Faeroer-Inseln. Eysterey, Leirvik, 62°00'N, 7°00'W, 19.10.1979, *Alstrup 69806* (M).

Irland. South Kerry (V.C. 1): Dunkerron, 51°52'N, 9°38'W, *Taylor* (BM - Herb. Borrer). – West Galway (V.C. 16): Kylemore, 53°33'N, 9°58'W, *Larbalestier* (W - Larbalestier, Lich. Herb. exs. 64).

Großbritannien. Main Argyllshire (V.C. 98): Appin, Strathclyde, 56°34'N, 5°22'W, 1877, *Crombie* (H - Nyl. 20954). – Cumberland (V.C. 70): Barrowmouth, Whitehaven, 54°33'N, 3°35'W, 1881, *Johnson* (H - Nyl. 20977). – Hampshire (V.C. 11): New Forest, 50°52'N, 1°35'W, 1868, *Crombie* (H - Nyl. 4216). – North West Yorkshire (V.C. 64): Grassington, 54°04'N, 2°00'W, 200–250 m, 3.6.1979, *Ahti* (H). – North Devon (V.C. 4): Branton, 51°06'N, 4°11'E, 4.9.1971, *Hertel* (M).

Estland. Harjumaa: Paldiski, 59°22'N, 24°08'E, 5.8.1929, *Räsänen* (H). – Harju district: Paldiski, 59°22'N, 24°04'E, 12.6.1932, *Ruubel* (TU). – Hiiu district: Island of Hiiumaa, Kõpu peninsula, 58°55'N, 22°12'E, 19.6.1984, *Randlane* (TU). – Saare district: Island of Muhu, 58°37'N, 23°15'E, 25.6.1980, *Bruttan* (TU). – Tallinn: Pääsküla, 59°22'N, 24°40'E, VIII.1948, *Trass* (TU).

Rußland. Karelia: Sortavala, Kirjavaalahti, 61°42'N, 30°41'E, 1874, *Norrlin* (H) – Moskau: Umgebung von Podolsk, 55°23'N, 37°32'E, 1903 *Elenkin* (LE). – Sibirien: Pitlekai, Vega-exped. 1878–1880, 67°07'N, 173°24'E, 28.9.1878–18.7.1879, *Almquist* (S-Holotypus).

Dänemark. Jütland: 57°09'N, 9°21'E, 3 m, VIII.1978, *Hertel* (M).

Deutschland. Schleswig-Holstein: Dithmarschen, Arkebek bei Albersdorf, 54°10'N, 9°15'E, 40 m, 26.6.1923, *Erichsen* (HBG - Holotypus). – Mecklenburg-Vorpommern: Rügen, Ralswiek, 2.5.1989, *Littersky* (GFU). – Niedersachsen: Göttingen, Kerstlingeröder Feld, 51°36'N, 9°56'E, 8.11.1998, *Meyer* (M). – Sachsen-Anhalt: Harz, Schwefeltal bei Elbingerode, 6.11.1988, *Littersky* (GFU). – Nordrhein-Westfalen: Altenberge bei Münster, 52°02'N, 7°29'E, *Lahm* (W) – Hessen: Odenwald, Michelstadt, 49°40'N, 9°00'E, 7.10.1940, *Behr* (M). – Thüringen: Arnstadt, Kleinbreitenbach, 50°47'N, 10°54'E, 28.10.1989, *Meinunger 17455* (M). – Sachsen: Weesenstein, 51°03'N, 13°45'E, 170 m, 13.12.1931, *Rickmer* (W). – Rheinland-Pfalz: Leistadt, N Bad Dürkheim, ca. 1840, *Hepp* (POLL). – Bayern: Cordigast oberhalb Weismain, 50°52'N, 11°10'E, 5.9.1887, *Arnold* (H, W - Arnold, Lich. exs. 23b) – Dollnstein, 48°54'N, 11°13'E, III.1859, *Arnold* (W - Arnold, Lich. exs. 46) – Kunstein bei Eichstätt, 48°54'N, 11°13'E, V.1858, *Arnold* (W - Arnold, Lich. exs. 11) – Garchinger Heide, 15.2.1998, *Meyer* (M) – Großhesselohe, Isarkanal, 48°04'N, 11°32'E, Geröll, 530 m, 24.12.1988, *Feuerer* (HBG) – Wolftratshausen, Pupplinger Au, 47°55'N, 11°25'E, 1.9.1963, *Bertermann & Hertel 544* (M) – Allgäuer Alpen, W Pffronten, an den Rappenschrofen, 47°35'N, 10°35'E, 930 m, 29.12.1970, *Poelt & Schröppel* (GZU) – Ammergauer Voralpen, Sefelwand, 47°40'N, 11°00'E, 1550 m, 27.6.1965, *Hertel 5459* (M) – Chiemgauer Alpen, 47°46'N, 12°20'E, Steifläche eines Kalkfelsens im Wald, 700–800 m, 29.9.1974, *Poelt* (GZU) – Bad Reichenhall, Weg von der Staufenbergbrücke auf den Hochstauen, 47°46'N, 12°54'E, 1300 m, 15.5.1985, *Wittmann 048213* (LI) – Berchtesgaden, Jenner, 47°38'N, 13°00'E, 1180 m, 30.10.1984, *Türk & Wunder 2945* (M).

Polen. Galizien: Pieninen, Berg Siodelko bei Szczawnica, 49°28'N, 20°30'E, 26.8.1869, *Lojka* (GÖTT).

Weißrußland. Bei Orscha, am Dnjepr, Flechten vom Mogiljowskaja-Gebiet, 54°30'N, 30°23'E, *Kreier* (LE).

Niederlande. Noord-Holland: Naarden, Naarden-Vesting, 52°18'N, 5°07'E, 30.12.1995, *Aptroot 39009* (ABL).

Belgien. Moresnet, 50°43'N, 5°59'E, *Förster* (M). Luxembourg: Houdemont, 49°43'N, 5°35'E, 1897, *Harmand* (W - Harmand, Lich. Loth. 814).

Luxemburg. Gutland: Lorentzweiler, 4.9.1997, *Diederich 12910* (Herb. Diederich).

Frankreich. Val-d'Oise: Chaumont-en-Vexin, 49°16'N, 1°53'E, 1897, *Boistel* (H - Nyl. 21004). – Hauts de Seine: Meudon, 48°49'N, 2°15'E, 28.3.1881, *Nylander* (H - Nyl. 20952). – Orne: Autheuil, 48°34'N, 0°40'E, *Olivier* (W - Olivier, Herb. Lich. exs. 385). – Paris: Bellevue, 48°52'N, 2°20'E, X.1894, *Nylander* (H - Nyl. 21002). – Seine et Marne: Fontainebleau, 48°24'N, 2°42'E, 8.6.1879, *Nylander* (H - Nyl. 20949). – Vienne: Curcay, 47°01'N, 0°03'W 14.4.1884, *Richard* (W). – Cher: St.

Florent-sur-Cher, 47°0'N, 2°14'E, 1866, *Ripart* (H - Nyl. 20964). – Ain: Reculet, 46°15'N, 5°56'E, *Müller Argau* (G). – Jura: Dôle, 47°05'N, 5°30'E, *Millardet* (W). – Haute Savoie: Thonon-les-Bains, 46°22'N, 6°30'E, *Puget* (H - Nyl. 20942). – Hautes-Pyrénées: Allier, Néri. 43°11'N, 0°07'E, 25.5.1869, *Ripart* (H - Nyl. 20947). – Basses Pyrénées: Bagnères de Bigorre, 43°04'N, 0°09'E, 1893, *Nylander* (H - Nyl. 20967).

Slowakei. Belaer Tatra, Hänge zwischen Tatranska Kotlina und der Hütte Plesnivec, 49°14'N, 20°17'E, 900–1200 m, 5.7.1993, *Pisút & Poelt* (GZU). – Zips: Berg Drevenyik, 48°55'N, 20°45'E, 30.9.1868, *Lojka* (M).

Schweiz. Baselland: Liestal, 47°29'N, 7°43'E, *Hepp* (M - Hepp, Flecht europ. 263). – Unterwalden: Metzler (W). – Bern: Kandersteg, 46°29'N, 7°40'E, 1085 m, IX.1868, *Metzler* (M). – Solothurn: Weissenstein, 47°15'N, 7°32'E, 1240 m, VII.1868, *Metzler* (M). – Graubünden: Samnaun-Gruppe, N Heidelberger Hütte, 2240 m, 5.8.1967, *Poelt* (GZU).

Österreich. Vorarlberg: Rätikon, Brandnertal, Talstation der Lünserseebahn, 47°05'N, 9°45'E, 1500 m, 10.7.1987, *Türk & Wittmann 9698* (LI). – Tirol: Innsbruck, ober Mührlau, 47°16'N, 11°24'E, X.1875, *Stein* (W) – Kleiner Rettenstein, 47°20'N, 12°20'E, VIII.1876, *Arnold* (H - Nyl. 20948) – Ötztaler Alpen, Ötztal, 4 km SSE Obergurgl, 46°52'N, 11°01'E, 2700–2800 m, 30.8.1993, *Poelt* (GZU) – Stubai Alpen, Gschnitz, Martheiertal, 47°03'N, 11°21'E, 1400 m, 10.8.1967, *Steiner* (M) – Tuxer Alpen, Bentlstein, Westhang, 47°07'N, 11°40'E, 2250 m, 19.8.1961, *Steiner* (M). – Salzburg: S der Stadt Salzburg, Glanegg, Steinbruch beim Wirtshaus Rositten, 47°45'N, 13°08'E, 465 m, 21.3.1985, *Wittmann 1447* (LI) – Osterhorngruppe, Griesbachtal bei Langreith, 47°44'N, 13°12'E, 720 m, 5.5.1985, *Wittmann 1585* (LI) – Pinzgau, SE-Abhänge der Leoganger Steinberge, 47°28'N, 12°46'E, 750 m, 9.5.1994, *Wittmann* (LI) – Pongau, Kleinarl-Tal, Gipfelbereich des Sonntags-Kogels, 47°21'N, 13°14'E, 1830 m, 10.6.1986, *Wittmann* (LI) – Radstädter Tauern, E vom Tappenkar, 47°10'N, 13°23'E, 2350 m, 16.7.1985, *Wittmann* (LI). – Oberösterreich: Dachstein, Weg von Obertraun auf Hohen Krippenstein, 47°45'N, 13°33'E, 1800 m, 8.9.1982, *Türk 5862* (LI) – Höllengebirge, Alberfeldkogel, 47°51'N, 13°45'E, 1680 m, 2.11.1982, *Türk 4849* (LI) – Ischl, Salinenleitung Ischl/Laufen, 47°43'N, 13°37'E, 30.6.1867, *Lojka* (W). – Niederösterreich: Waldviertel, Popperschlucht bei Waldkirchen a. d. Thaya, 48°52'N, 15°18'E, 30.5.1970, *Riedl* (W) – Mödling, Kalenderberg, 48°05'N, 16°17'E, 12.6.1870, *Lojka* (W) – Oetscher über der Ochsenhütte, 46°54'N, 13°23'E, 11.6.1869, *Lojka* (W) – Raxalpe, 47°40'N, 15°42'E, 1750 m, 12.7.1920, *Baumgartner* (W). – Kärnten: Nationalpark Hohe Tauern, Schober-Gruppe, SE Abhänge des Fleckenkopfes, 46°58'N, 12°54'E, 1660 m, 21.4.1988, *Hafellner & Walther* (GZU) – Gurktaler Alpen, Nockgebiet, Zunderwand NW der Erlacher Hütte, 46°51'N, 13°45'E, 2000 m, 4.7.1979, *Türk 7460* (LI) – Gailtaler Alpen, Jauken, 46°43'N, 13°00'E, 1900–2000 m, 16.7.1978, *Poelt* (GZU). – Steiermark: Ennstaler Alpen, Hartelsgraben, W Hiefalau, 47°36'N, 14°44'E, feuchter Bergwald, 15.9.1989, *Poelt* (GZU) – Hochschwab-Gruppe, W-Fuß der Pribitzmauer, 47°32'N, 15°08'E, W-exponierte Felsabbrüche, 890–900 m, 20.6.1993, *Köckinger, Pittoni & Poelt* (GZU) – Eisenerzer Alpen, Liesingtal, Weg zur Ruine Kammerstein, 47°28'N, 14°42'E, 850–950 m, 15.9.1985, *M. & H. Mayrhofer 5323* (GZU) – Niedere Tauern, Schladminger Tauern, Großsölkital, 47°07'N, 14°03'E, schattige, feuchte N-exponierte Abbrüche, 1980 m, 2.9.1993, *Wilfling & Möslinger 2879* (GZU) – Schöckl-Massiv, Hohenberg W von Rinnegg, 47°09'N, 15°29'E, 800–900 m, 25.3.1981, *Poelt & Hafellner* (GZU) – Seetaler Alpen, 6 km NNW von Obdach, 47°08'N, 14°47'E, 1200 m, 24.5.1988, *Obermayer 880* (GZU) – Steirisches Randgebirge, Stubalpe, Wölkerkogel, 47°04'N, 14°56'E, 1706m, 13.8.1993, *Wilfling & Unger 2313* (GZU) – Koralpe, Seekar unterhalb vom Seespitz, 46°46'N, 14°58'E, auf kompaktem Kalk(?), 1900 m, 10.9.1993, *Wilfling 2549* (GZU).

Ungarn. Budapest: Pressburger Komitat, Ballersteiner Schlucht, VI.1914, *Zahlbruckner* (W).

Rumänien. Hunyad: Brassó (Kronstadt), Czenk, 45°40'N, 25°40'E, 10.8.1880, *Lojka* (W).

Italien. Trentino-Alto Adige: Bozen, Bad Ratzes, Schlernklamm, 46°31'N, 11°34'E, VII. 1867, *Arnold* (M) – Trento, Bergamasker Alpen, Ledro-See, 2,5km SW Molina di Ledro, 45°51'N, 10°45'E, 800 m, 30.6.1984, *Rambold* (GZU - Hertel, Lecid. exs. 142). – Emilia: Parma, Apennin, 3km N von Cassio, 44°48'N, 10°19'E, 780 m, 29.10.1978, *Poelt* (GZU). – Toscana: Florenz, Alpi Apuane, 43°25'N, 11°00'E, 820 m, 3.6.1978, *Mayrhofer 558* (GZU). – Basilicata: Potenza, Coppola di Paola SE von Rotonda, 39°57'N, 16°02'E, 1400 m, 31.5.1979, *Mayrhofer* (GZU). – Sardinien. Prov. Nuoro: Barbagia Seulo, 39°49'N, 9°21'E, 950–1100 m, 15.7.1987, *Poelt* (GZU). – Sizilien. Marettimo gegen Cala Marino, 38°00'N, 12°00'E, 25.3.1991, *Poelt* (GZU).

Slowenien. Idrija, Zelenk, Gemeinde Karnice, 46°00'N, 14°00'E, Dolomit, VIII.1869, Glowacki (W).

Kroatien. Istrien: Rovinj, Val di Lone, 45°05'N, 13°38'E, 20.5.1970, Wunder (M) – Velebit, Weg von Rök nach Halan, 44°28'N, 15°20'E, 16.6.1912, Baumgartner (W). – Dalmatien: Insel Korcula, S Korcula, 42°57'N, 17°08'E, 8.9.1969, Poelt (GZU) – Zara, Valle Visevica, 44°07'N, 15°14'E, Strand, 15.4.1913, Baumgartner (W).

Serbien. Herzegowina: Mosko, 43°20'N, 17°50'E, VI.1886, Strasser (W) – Makedonien: Bistra, Tal der Radika, E Trnica, 41°32'N, 20°35'E, 10.7.1977, Mayrhofer 534 (GZU).

Spanien. Navarra: Sierra de Aralar, Umgebung des Forsthauses, 42°55'N, 2°00'W, 800 m, 22.7.1993, Breuss 9667 (W). – Aragonien: Zaragoza/Huesca, Sierra de Alcubierre NE von Zaragoza, 41°39'N, 0°56'W, 550 m, 25.5.1983, Poelt (GZU). – Valencia: Cullera, 39°10'N, 0°15'W, 209 m, 3.5.1986, Egea & Alonso (MUB 20227). – Alicante: Calpe, 38°39'N, 0°3'E, 19.6.1987, Egea, Moreno & Alonso (MUB 20233). – Murcia: Bullas, 38°03'N, 1°40'W, 800–1500 m, 20.6.1982, Egea (MUB 969). – Jaen: Sierra bei Cazorla, 37°55'N, 3°47'W, 1800 m, 3.5.1984, Casares Porcel (M). – Balearen: Ibiza: Nordküste, 38°54'N, 1°26'E, 30 m, V.1960, Klement 00105 (M). – Mallorca: Ostküste, Punta de Amer, S Cala Millor, 39°40'N, 3°20'E, 5–20 m, 12.4.1987, Breuss 4727 (W).

Griechenland. Makedonien: Saloniki, Gipfel des Adhamia, 40°38'N, 22°58'E, 650 m, 7.4.1958, Wilmanns (GZU). – Korfu: Berg Herakli, 39°37'N, 19°55'E, 1912, K.H. Rechinger (W). – Milos: Prophet Elias, 36°41'N, 24°25'E, 1927, K.H. Rechinger (W). – Rhodos: 2,5km N Phaliraki, 36°10'N, 28°05'E, 20 m, 8.9.1983, Poelt (GZU). – Kreta: Iraklion, Dikti-Gebirge, Avrakondes, 4 km S, 35°10'N, 24°50'E, 950–1000 m, 7.6.1983, Triebel, 927 (M).

Türkei. Anatolien: Izmir, Schlucht bei Kurudere, 38°23'N, 27°25'E, 450 m, 22.4.1992, John 8127 (M).

Marokko. Al-Hoceima: Carretera de la costa, 35°11'N, 3°55'W, 90 m, 11.4.1990, Egea & Alonso (MUB 20224). – Nador: Messaoud, 31°54'N, 7°40'W, 20–40 m, 13.4.1990, Egea & Alonso (MUB 20226).

Algerien. d'Ain-Tinn, 36°23'N, 6°19'E, Flagey (W - Flagey, Lich. Alg. 255).

Tunesien. Golf von Hammamet, 10 km NNE Hammamet, 36°25'N, 10°40'E, 17.4.1982, Poelt (GZU).

Kanada. North-West Territories: Mackenzie District, Little Gull River, 68°10'N, 133°46'W, 19.7.1966, Scotter (H). – British Columbia: Queen Charlotte Islands, South Low Island, 52°54'N, 131°34'W, 30.6.1971, Brodo & Wong (CANL).

USA. Alaska: Seward peninsula, Bering Land Bridge National Reserve, Bendeleben Mts., Eldorado Creek, 65°39'N, 164°20'W, 500–600 m, Andreev (LE) – Montana: Lincoln County, Yark river where Highway 2 crosses, 48°32'N, 115°58'W, 17.7.1969, Thomson (WIS). – Michigan: Chippawa County, 0,5 miles S of Detour, 46°59'N, 83°56'W, 13.8.1974, Harris 9530 (NY).

Chile. Patagonian Channels, Magallanes: Isla Ruiz, B. Corbeta Papudo, 50°22'S, 75°20'W, 28.9.1969, Imshaug 44075 & Ohlsson (MSC).

Neuseeland. South Island, Canterbury: Cave Stream, Scenic Reserve between Springfield and Arthur's Pass, 43°42'S, 171°47'E, 700 m, 22.1.1985, Hertel (M).

Untersuchte Belege. Substrat anthropogen, kalkfrei, HCl neg., Holz oder Rinde:

Schweden. Närke: Tysslinge par Garphyttan, 500 m S vom See Falkasjön, 59°20'N, 14°55'E, Beton, schattig 200 m, 1.5.1987, Muhr (GZU - Hertel, Lecid. exs. 242).

Finnland. Kuusamo: Kuoppaaja, in rupe talcaceo-schistosa, 1877, Vainio (TUR-V 23706).

Rußland. Karelia: Sortavala, Kirjavalaks (Kirjavalahiti), 61°42'N, 30°41'E, 1874, Norrrlin (H - Nyl. 20947).

Deutschland. Schleswig-Holstein: Dithmarschen, Arkebek bei Albersdorf, 54°10'N, 9°15'E, Zement, 40 m, 26.6.1923, Erichsen (HBG). – Mecklenburg-Vorpommern: Rügen, Sagard, Mörtel, 8.9.1989, Littersky (GfU). Bayern: Taubertal, Lauda, Ölberg, 49°34'N, 9°43'E, Weinbergmauer, 300 m, 13.1.1973, Türk 116 (LI).

Frankreich. Pas-de-Calais: Nord. St. Pol, 51°05'N, 2°25'E, Zement, au bord de la mer, XI.1923, De Lesdain (BCC 533). – Hautes-Pyrénées: Allier, Néri, 43°11'N, 0°07'E, Granit, 25.5.1869, Ripart (H - Nyl. 21001).

Tschechien. Moravia, Tisnov, Lazánky, 49°21'N, 16°25'E, Zement, 400 m, Vezda (M - Vezda, Lich. Bohem. exs. 38).

Österreich. Steiermark: Rottenmanner Tauern, 47°20'N, 14°36'E, Gneis, 14.8.1882, B. Wagner (W). – Oberösterreich: Senftenberg, 47°13'N, 10°37'E, Gneisblöcke, 14.6.1869, Lojka (W).

Schweiz. Zürich: Monte Albis bei Rifferswil, 47°14'N, 8°28'E, ad ligna irrorata, *Hegetschweiler* (H - Nyl. 20950).

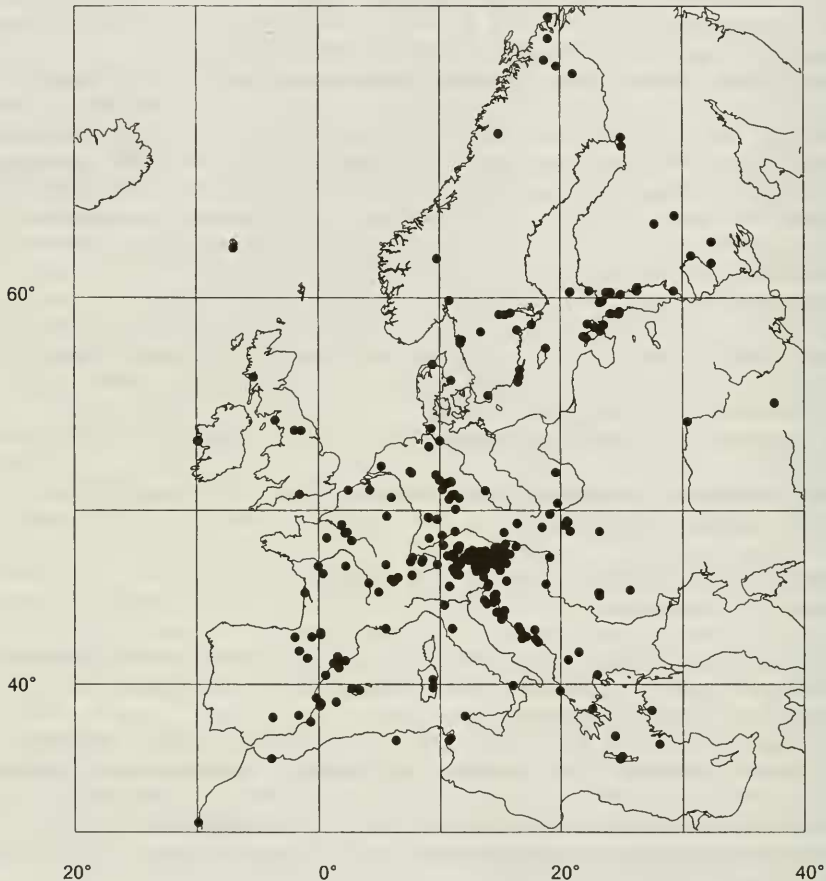


Abb. 8: Verbreitung der untersuchten Belege von *Clauzadea monticola* in Europa und Nordafrika.

6.2.2. *Clauzadea chondrodes* (A.Massal.) Clauzade & Cl.Roux

Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, n. s., Num. spéc. 7: 335 (1985) = *Biatora chondrodes* A. Massal., Symm. lich. nov. p. 39 (1855) = *Lecidea chondrodes* (A.Massal.) Malbr., Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen 5: 257 (1869) = *Protoblastenia chondrodes* (A.Massal.) Zahlbr., Cat. lich. univ. VII: 2 (1930–1931). Typus: [Italien, Verona], “Valdonega” (VER – Lectotypus, hiermit bestimmt).

= *Biatora cyclisca* A.Massal. Symm. lich. nov. p. 40 (1855) = *Lecidella cyclisca* (A.Massal.) Kremp., Denkschr. Königl. Bayr. Bot. Ges. Regensburg 4: 194 (1861) = *Lecidea cyclisca* (A.Massal.) Malbr., Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen 17: 131 (1881) = *Protoblastenia cyclisca* (A.Massal.) Szatala in: Rechinger, Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. Denkschr. 105: 48 (1943) = *Clauzadea cyclisca* (A.Massal.) V. Wirth, Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie) 517: 62 (1994). Typus: [Italien, Verona] “Avesa, Mt. Ongarine.” (VER – Lectotypus, hiermit bestimmt).

= *Lecidea savonensis* de Lesd., Bull. Soc. Bot. France 101 (5–6): 225 (1954). Typus: Italien, Ligurien, Spotorno, Merello, 1.II.1952, C. Sbarbaro (M – Lectotypus, hiermit bestimmt).

Literatur:

ANDREEV et al. (1998: 132), KÖRBER (1860: 163), LETTAU (1954: 250, 251), NIMIS (1993: 248), SMITH (1926: 46), TÜRK & POELT (1993: 38).

Beschreibung der Art:

Thallus: immer epilithisch, weiß, bei frischen Proben feucht grünlich, in trockenem und angefeuchtetem Zustand geschlossene, nicht rimose aber chondroide Oberfläche, deutlich geschichtet in eine oxalathaltige weiße Medulla, eine Algenschicht und eine abschließende wachsartig wirkende Epinekralschicht aus toten Hyphenzellen, die fest miteinander verbacken sind; Höhe bis etwa 1 mm.

Apothecien: 0,25–0,7–1,1 mm im Durchmesser, einzeln und rund oder in enggedrängten Gruppen und dann eckig verformt, angepreßt oder halb eingesenkt, nach dem Herauslösen Gruben im Thallus hinterlassend; Basis sehr stark verengt; Rand dünn, schwarz, bleibend, trocken häufig aufgebogen, im Alter selten wellig; Scheibe flach, auch im Alter nur schwach konvex gewölbt, matt, in trockenem Zustand braun, braunschwarz, in angefeuchtetem Zustand bleibend rotbraun oder hellbraun; Granula vom Typ Hypnorum-Blau kommen nicht vor.

Excipulum: lateral deutlich entwickelt, basal stark reduziert, randlich braun, dunkelbraun, rotbraun, innen meist unpigmentiert; laterale Breite 20–67–110 µm, pigmentierter Anteil 10–34–100 µm; basale Breite 15–36–60 µm; Excipularhyphen anastomosierend und stark verzweigt mit wirrer nicht randlich paralleler Anordnung; Randzellen leicht verdickt; apikale Zellen Länge 5–6–8 µm, Breite 4–4,6–5,5 µm; subapikale Zellen Länge 7–8–10 µm; Breite 2–2,9–3,5 µm.

Hypothecium: unpigmentiert oder im oberen Bereich schwach ocker bis rotbraun, schmal stielartig tief in den Thallus eingesenkt.

Hymenium: 65–99–132 µm hoch, trübe; Epihymenium ocker bis braun pigmentiert.

Paraphysen: nicht moniliform, gering anastomosierend und verzweigt; apikale Zellen unverdickt oder schwach verdickt, etwas verkürzt, Länge 5–6,3–8 µm, Breite 4–4,6–5,5 µm; subapikale Zellen Länge 7–8,3–10 µm, Breite 2–2,9–3,5 µm.

Ascus: Länge 60–79–120 µm, Breite 10–15–25 µm; Tholus mit stark divergierender, undeutlich begrenzter amyloider Röhre "Hypnorum-Typ"; Tholushöhe 3,5–6,5–10 µm.

Sporen: ellipsoid, nicht warzig, mit breitem, strukturlosem, ungleichmäßig breitem Perispor, Länge incl. Perispor (12)15,8–18,5–21,8(26) µm, Breite incl. Perispor (7)7,5–9,8–13,6 (15) µm, Länge excl. Perispor (12)13–15,2–18,2(21) µm, Breite excl. Perispor (5)5,7–7,2–8,9 (10) µm; Längen/Breitenindex 1,6–2,15–2,4; Stärke des Perispor 0,7–1,54–2,5 µm.

Pycniden: mäßig häufig, laminal angeordnet; einzeln oder in Gruppen stehend, sackartig geformt, eingesenkt, ein- oder mehrkammerig; conidiogene Hyphen septiert, verzweigt und selten verwachsend; Conidiogenese apikal und lateral; Conidien bacilliform, Länge 3,8–5–5,8 µm, Breite 1–1,4–2 µm.

Diskussion:

Der glatte Cortex des weißen Thallus, der auch trocken keine Risse aufweist, ist ein sehr charakteristisches Merkmal dieser Art, das allerdings häufig verfälscht wird durch freilebende, die Thallusoberfläche besiedelnde Blaualgen. Die Algenschicht des Thallus und auch der Cortex sind im Bereich der Apothecien unterbrochen. Die in den Thallus eingesenkten Hypothecien sind fest von weißen, algenfreen, schwer benetzbaren medullären Hyphen umspinnen.

Die Apothecien werden bevorzugt in natürlichen Höhlungen des Substrats gebildet. Diese abgesenkten Bereiche sind einerseits vermutlich der Luftbewegung weniger ausgesetzt und damit windstillere als ausgesetzte Bereiche, andererseits ist es möglich, daß diese kleinen Vertiefungen auch als Kollektoren für Tau und Regen dienen. Hierdurch wird wohl die tägliche Austrocknung verzögert und die Stoffwechselvorgänge können im Tagesgang länger ablaufen. Die so erreichte Optimierung der Lebensbedingungen kann eine Erklärung für diese häu-

fig anzutreffende Anordnung der Apothecien sein. Daneben sorgt auch die für diese Flechte charakteristische knorpelige Oberfläche des Thallus für die Bildung von Mulden, in denen ebenfalls die Apothecien vorrangig gebildet werden.

Die Ränder der Apothecien sind aufgrund der geringen Pigmentierung in trockenem Zustand gerne aufgebogen und die Scheibe ist sehr flach. Bei Anfeuchtung glätten sich die Ränder wieder und die Scheibe quillt leicht konvex auf.

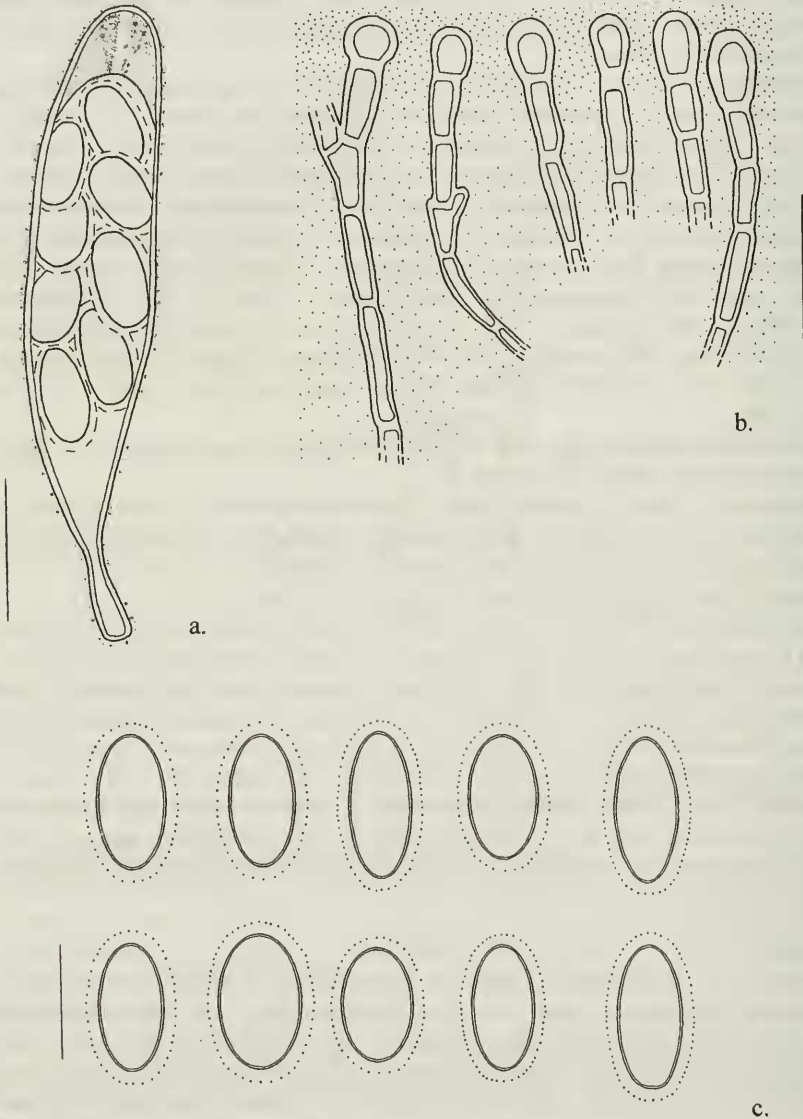


Abb. 9: *C. chondroides*: a. Reifer Ascus mit amyloid reagierender Außenwand und undeutlich begrenzter, stark divergierender amyloider Röhre im Tholus ("Hypnorum-Typ"), nach Behandlung mit I, Maßstrich = 20 µm. b. Apikaler Bereich der Paraphysen mit schwach verdickten Endzellen. Die im Bereich des Epihymeniums ocker bis braun pigmentierte Hymenialgallerte ist angedeutet, nach Behandlung mit K, Maßstrich = 20 µm. c. Sporen stets mit deutlichem, klar erkennbarem Perispor, kenntlich an der gepunkteten Linie, in H₂O, Maßstrich = 10 µm.

Bei herauspräparierten Apothecien zeigt sich auf der Unterseite ein bräunlicher Punkt in der Mitte. Ein entsprechendes Gegenstück dazu findet sich als kleiner dunkler Punkt im Thallus. Diese zwar unauffällige, doch charakteristische Struktur wird durch das tief in den Thallus eingesenkte Hypothecium erzeugt. Daß dieser Farbeindruck sehr subjektiv ist, wird klar an Mikrotomschnitten, denn tatsächlich ist der "Stiel" des Hypotheciums unpigmentiert. Der Farbeindruck wird lediglich erzeugt durch den Kontrast der dickwandigen, englumigen vegetativen Zellen mit den sehr plasmareichen, weitleumigen Zellen des Hypotheciums. Der gleiche Effekt ist bei den eingesenkten Pycniden dieser Art zu beobachten. Auch hier heben sich die unpigmentierten Zellen der Wandstrukturen farblich scheinbar von den umgebenden vegetativen Zellen ab.

Verwechslungen:

Gelegentlich finden sich Proben von *C. chondrodes* mit untypisch ausgebildetem Thallus. Die glatte Epinekralschicht ist dann nicht erkennbar. Hier kann die Abgrenzung gegenüber *C. metzleri* schwierig werden, zumal beide Arten, auch was die Sporengröße angeht, nicht immer scharf voneinander zu trennen sind. In solchen Fällen ist es besonders wichtig, die Apothecien sehr sorgfältig aus dem Thallus herauszupräparieren und dabei auf eine sehr gute Durchfeuchtung des Präparates zu achten. Nur so kann erreicht werden, daß das für das Erkennen von *C. chondrodes* sehr wichtige stielartige Hypothecium auch vollständig erhalten bleibt.

Nur vom Habitus her beurteilt ist eine Verwechslung mit nicht pruinosen Formen von *Sarcogyne regularis* möglich, weil sich in trockenem Zustand die reifen Apothecien beider Arten in Form und Farbe gleichen. Auch angefeuchtet sind die Fruchtkörper bei beiden Arten bleibend rotbraun. Zudem können beide Arten sehr ähnliche dichtgedrängte Regenerationsformen entwickeln. *S. regularis* ist mikroskopisch durch ihre polysporen Asci klar zu unterscheiden.

Schad- und Regenerationsformen:

Die gering pigmentierten, weichen Apothecien bieten Kleintieren, beispielsweise Schnecken, wenig Widerstand und werden gerne vollständig bis auf die Höhe der Thallusoberfläche abgeweidet. Es bleibt dann nur eine weiße Scheibe mit einem braunen Punkt in der Mitte übrig (Abb. 10a). Es besteht eine starke Neigung zu unregelmäßiger Regeneration aus diesen verbliebenen Überresten eines Apotheciums. Es hat den Anschein, als komme es zu einer Vielfältigung des in weiten Teilen erhaltenen, stielartig in den Thallus eingesenkten Hypotheciums und daraus resultierend zur Bildung mehrerer, dichtgedrängter, kreisartig angeordneter Apothecien, die aus Platzmangel eckig verformt sind. Dieser Vorgang kann sich, nach erneuter Schädigung, wiederholen und führt dann zu einer weiteren Vermehrung. Es entsteht das typische Bild der *C. cyclisca* (Abb. 10b). Diese vermeintlich eigenständige Art ist lediglich die sehr charakteristische Schadform der *C. chondrodes*. Sowohl die Eigenart der Fraßform, als auch die der Regenerationsformen der Apothecien sind so kennzeichnend, daß man sie als Bestimmungshilfe mit nutzen kann.

Substrat/Ökologie/Soziologie:

C. chondrodes ist überwiegend auf Sedimentgestein zu finden und zeigt eine klare Tendenz zu weichen Kalken, wie Muschel- und Plattenkalk. Sie ist aber auch durchaus auf dem härteren Dolomit zu finden. Dagegen akzeptiert sie nur selten anthropogene Materialien wie Mörtel und Beton als Unterlage. Kalkfreie Substrate werden nicht besiedelt. Nördlich des Alpenhauptkammes kommt diese Art bevorzugt im kollinen bis montanen Bereich vor, geht selten hinauf in die hochmontane Stufe, und ist nur in Ausnahmefällen in der alpinen Zone zu finden. In den mediterranen Gebirgen ist sie dagegen in der hochmontanen Stufe eine häufig anzutreffende Art.

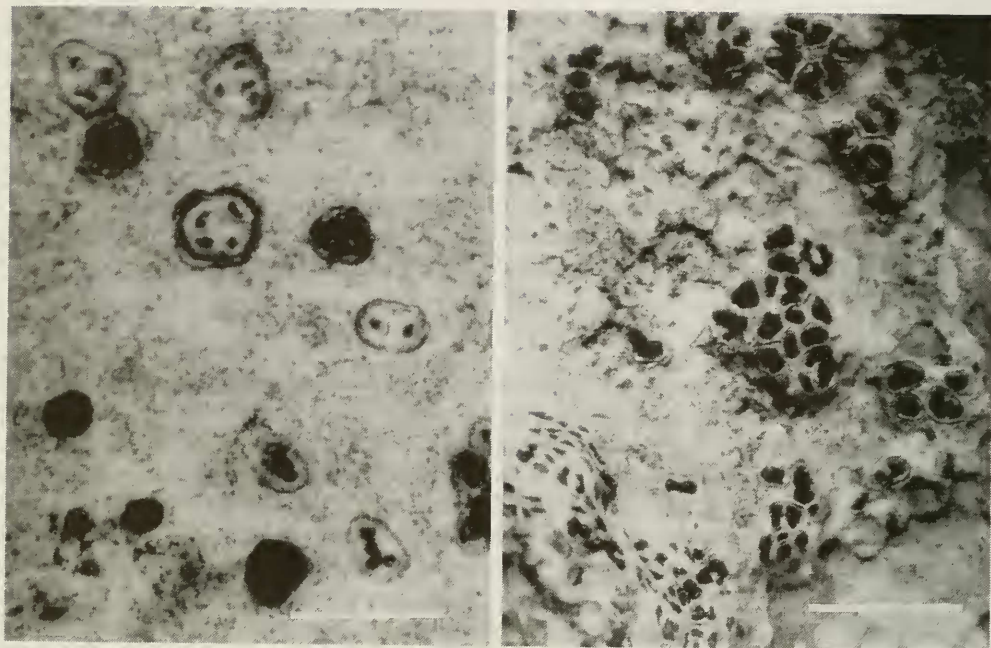


Abb. 10: a. *C. chondrodes*: Intakte, dunkle Apothecien und bereits mehrfach geschädigte (weiße Scheibe mit braunen Punkten) stehen nebeneinander, Maßstrich = 1 mm. b. charakteristische Regenerationsform von *C. chondrodes* mit kreisförmig angeordneten, dichtgedrängten, verformten Apothecien, die als eigenständige Art, *Clauzadea cyclisca*, beschrieben wurde, Maßstrich = 2 mm.

Sie wächst auf anstehenden Felsen in Bodennähe in Halbtrockenrasen und in Lichtungen inmitten von Buschvegetation. ARNOLD (1858) fand sie über Dolomit "an einer lichten Stelle im Laubwald". Sie ist stets an größeren Felsblöcken zu finden, jedoch nicht an kleinen Steinen oder Kieseln am Boden wie *C. monticola*.

Die Art hat spezifischere Standortansprüche als *C. monticola*. *C. chondrodes* ist eine wärmeliebende Art. Sie ist angewiesen auf taufeuchte, luftreine Standorte und zeigt geringe Toleranz gegenüber Nährstoffeintrag. Damit ist diese Art stark gefährdet. Am locus classicus der *B. cyclisca* konnte ich sie nicht mehr finden, obwohl sich das Gelände seit MASSALONGOS Zeiten wenig verändert hat. Anthropogener Eintrag, verursacht durch eine von Autos befahrene Straße auf den Monte Ongarine und nahegelegener Weinanbau haben wohl nicht tolerierbare Bedingungen geschaffen. Dagegen ist diese Flechte nach eigenen Beobachtungen unweit dieser Stelle in einem unberührten Tal, ohne extensive Landwirtschaft in der Umgebung, noch vorhanden. Auf ähnliche Standortansprüche von *C. chondrodes* und *C. immersa* und eine schwach überlappende Ökologie weisen die wenigen, gemeinsamen Vorkommen der beiden Flechten hin.

Ein Vergleich der Vergesellschaftung von *C. monticola* und *C. chondrodes* zeigt ein recht ähnliches Spektrum an Arten. Während jedoch die häufigsten Begleitarten von *C. monticola* der Gattung *Protoblastenia* angehören und Vertreter von *Caloplaca* erst die dritte Stelle einnehmen, ist dieses Verhältnis bei *C. chondrodes* genau umgekehrt. Auch ist die Affinität zu *Verrucaria* bei beiden Arten ähnlich intensiv, jedoch fällt hier bei *C. chondrodes* eine sehr häufige Vergesellschaftung mit *V. nigrescens* auf. Als einzige Art der Gattung zeigt *C. chondrodes* eine auffällige Beziehung zu Blaualgenflechten, insbesondere zu *Placynthium nigrum* und zu freilebenden Cyanobakterien. Diese wuchern gerne auf der Thallusoberfläche ohne engen Kontakt mit der Flechte. Im submediterranen und mediterranen Bereich kommen

graphidoide Flechten hinzu wie *Opegrapha dermutata* und *O. saxatilis*. *C. chondrodes* scheint als Wirt lichenicoler Pilze keine Rolle zu spielen. Der Thallus von *C. chondrodes* wird nicht, wie bei *C. monticola* sehr häufig zu beobachten, von *Muellerella pygmaea* var. befallen.

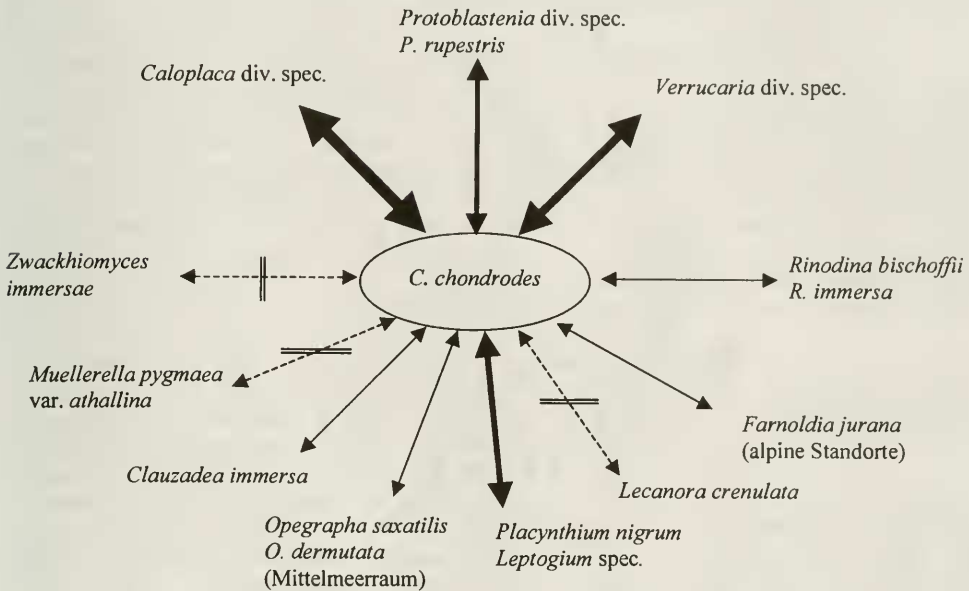


Abb. 11: Grafische Darstellung der wichtigsten Gattungen und Arten, die gemeinsam mit *C. chondrodes* vorkommen. Die Stärke der Pfeile drückt die Häufigkeit des gemeinsamen Vorkommens aus. Außerdem wird die Beziehung der Arten der Gattung untereinander und zu spezifischen Begleitarten gezeigt. Besteht keine Beziehung, so ist der Pfeil durchgestrichen.

Verbreitung:

Entsprechend ihrer spezielleren Standortansprüche verfügt *C. chondrodes* über ein nach Norden begrenzteres Areal als *C. monticola*. Der Verbreitungsschwerpunkt liegt hier im submediterranen und mediterranen Gebiet. *C. chondrodes* ist eine vielfach verkannte Art und ist wahrscheinlich nur deshalb in verschiedenen Checklisten und Arbeiten aus diesem Gebiet nicht erwähnt (RENOBALES 1996, JOHN 1996, EL-OQLAH 1996). Nördlich der Alpenkette nimmt sie an Häufigkeit rasch ab und ihr Vorkommen endet, von wenigen Ausnahmen abgesehen, mit dem 54. Breitengrad. Diese wenigen nördlichen Vorkommen zeichnen sich durch besondere klimatische Verhältnisse aus. Die Vorkommen auf den Britischen Inseln liegen sämtlich im Bereich der vom Golfstrom stark beeinflussten Westküste, was für einen mediterran-atlantischen Verbreitungstyp spricht. Im fennoskandischen Raum findet sich *C. chondrodes* ausschließlich unter den besonderen klimatischen Bedingungen des Alvar, die nicht nur auf den Inseln der baltischen Region, sondern auch vereinzelt in kleinen, eng begrenzten Arealen im Binnenland herrschen (FRÖBERG 1989).

Mit dem zunehmend kontinentaleren Klima wird die Art nach Osten hin selten. Vereinzelt Funde aus Polen sind die östlichsten Vorposten. Weder aus Rußland (ANDREEV et al. 1998) noch aus der Ukraine (KONDRATCHYUK et al. 1996) ist *C. chondrodes* gemeldet.

Auch auf dem nordamerikanischen Kontinent ist *C. chondrodes* durch wenige Proben repräsentiert und im subtropischen Bereich zeigt sie ein ähnliches Verbreitungsmuster wie *C. metzleri*.

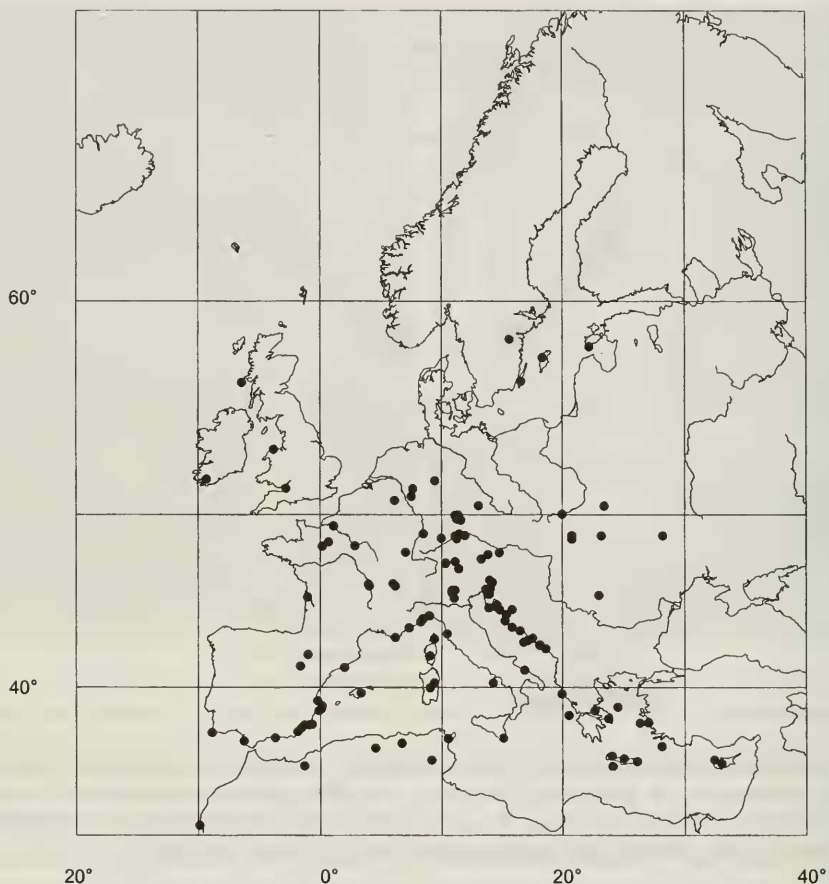


Abb. 12: Verbreitung der untersuchten Belege von *Clauzadea chondroides* in Europa und Nordafrika.

Exsikkate:

ANZI, Lich. exs. Ital. 246 (M, M, W); Lich. Ven. 64 (M, W); ARNOLD, Lich. exs. 196 (GOET, M, M); Lich. exs. 196b (M); Lich. exs. 218 (M, W); FLAGEY, Lich. Alg. 257 (H, W); HEPP, Flecht. Europ. 495 (M); LOJKA, Lich. Hung. exs. 195 (W); KÖRBER, Lich. sel. germ. 165 (M); MALBRANCHE, Lich. Norm. 87 (M), 187 (M); NYLANDER, Herb. Lich. Paris 138 (M, W); Un. itin. crypt. X (GOET, M, W).

Untersuchte Belege:

Schweden. Östergötland, Zwarsebo, 58°24'N, 15°34'E, 1894, *Hulting* (H-Nyl. 20662). – Gotland, 57°37'N, 18°20'E, *Stenhammar* (S). – Öland, 56°34'N, 16°33'E, 13.7.1896, *Hemmendorf* (S).

Irland. Clare County (V. C. 2), Glen of Clab, near Carrad, 51°51'N, 9°22'W, 200 m 20.5.1982, *McCarthy* (GAL).

Estland. Kingissepa, Saaremaa, Ösel, Sorve peninsula, 58°06'N, 22°11'E, 13.6.1989, *Sundin* (S).

Großbritannien. Main Argyllshire (V. C. 98), [Insel] Lismore, 56°30'N, 6°28'W, 1876, *Crombie* (H-Nyl. 20836). – Caernarvonshire (V.C. 49), Llandudno, 53°20'N, 3°50'W, 27.7.1964, *Ahti* (H). – North Wiltshire (V.C. 7), Yatton, 51°23'N, 2°49'W, V.1876 (M).

Deutschland. Nordrhein-Westfalen, Höxter, Ziegenberg, 51°46'N, 9°23'E, XI.1865, *Beckhaus* (H). – Thüringen, Kriegsberg, 1km NO Rehungen, 51°23'N, 10°31'E, 23.10.1996, *Scholz* (Hb. Scholz). – Sachsen, Erzgebirge, Hammer-und Wiesental, 50°29'N, 13°01'E, 880 m, 7.10.1933, *Lange* (M - Migula Crypt. Germ. Austr. Helvet. exs. 312). – Baden Württemberg, Heubach, 48°47'N,

9°56'E, 1858, *Kemmler* (M). – **Bayern:** Streitberg, 49°48'N, 11°13'E, 359 m, V.1859, *Arnold* (M) – Wintershofen bei Eichstätt, 48°54'N, 11°13'E, 388 m, 28.1.1885, *Fünfstück* (M) – Donauufer zwischen Weltenburg u. Kelheim, 48°55'N, 11°54'E, 1858, *Arnold* (M) – Oberstdorf, 47°25'N, 10°18'E, *Rehm* (M) – Garmisch-Partenkirchen, 47°30'N, 11°05'E, VII.1868, *Arnold* (M) – Berchtesgaden, Steinernes Meer, Weg vom Kärlinger Haus zum Grünsee, 47°38'N, 13°15'E, 1600 m, 20.9.1985, *Wunder & Türk* 4200 (M).

Polen. Krakau: Podskalane bei Tomaszowice, 50°03'N, 19°57'E, X.1865, *Lojka* (S, W).

Frankreich. Seine Maritime: Orival bei Rouen, 49°26'N, 1°05'E, *Malbranche* (M). – Orne: Autheuil, 48°34'N, 0°40'E, *Olivier* (M - Olivier, Herb. Lich. exs. 385). – Seine et Marne: Moret-sur-Loing, 48°22'N, 2°49'E, 1855, *Nylander* (H-Nyl. 20851). – Sarthe: Bourg-le-Roi, 48°20'N, 0°08'E, VIII. 1907, *Monguillon* (S). – Haut-Rhin: Vogesen, 48°00'N, 7°00'E (M - Mougeot & Nestler, *Stirpes Crypt.* 945). – Haut Savoie: Salève, 46°8'N, 6°08'E, *Müller Argau* (TUR-Vain23224). – Saone et Loire: Chenay, 46°14'N, 3°57'E, 26.9.1867, *Malbranche* (M). – Loire: Noailly, 46°08'N, 4°01'E, *Rupin* (H-Nyl. 20666). – Alpes Maritimes: Nizza, 43°42'N, 7°16'E, 1866, *Metzler* (M). – Var: Hyères, 43°07'N, 6°08'E, 1869, *Metzler* (S). – Pyrénées Orientales: Amélie-les-Bains-Palalda, 43°29'N, 1°04'W, 10.3.1884, *Nylander* (H-Nyl. 20844). – Korsika: Golfe de St. Florent, NE von St. Florent, 42°62'N, 9°22'E, 50–200 m, 8.5.1990, *Mayrhofer 9403 & Sattler* (GZU).

Slowakei. Zips: Berg Drevenyik, 48°55'N, 20°45'E, 30.9.1868, *Lojka* (W).

Österreich. Tirol: Matreier Grube, Kalbenjoch, 47°06'N, 11°23'E, 2170 m, VII.1869, *Arnold* (M). – Oberösterreich: Gmunden, Traunstein, 47°53'N, 13°48'E, 800–1200 m, 5.6.1996, *Türk* (M). – Niederösterreich: Sonntagberg, 47°59'N, 14°45'E, 21.9.1888, *Strasser* (W).

Rumänien. Arva Varalja, 45°35'N, 22°57'E, 3.8.1881, *Lojka* (H-Nyl. 20658).

Italien. Trentino-Alto Adige: Riva am Gardasee, 45°53'N, 10°50'E, IX.1870 *Arnold* (M). – Veneto: Grezzana, Vaio del Paradiso, 45°31'N, 11°01'E, 420 m, 18.6.1999, *Meyer* (M). – Friuli Ven. Giulia: Triest, Monte Stena am Ostrand des Val Rosandra, 45°39'N, 13°47'E, 440 m, IV.1985, *Nimis & Poelt* (GZU). – Ligurien: Genua, Val Bilagno, 44°25'N, 8°57'E, 1932, *Sbarbaro* (H). – Toscana: Livorno, Elba, Mt. Petriciao, 42°80'N, 10°25'E, 250 m, IV.1984, *Pietschmann* (M). – Puglia: Bari, Gravina di Puglia, 41°07'N, 16°50'E, 330 m, 7.4.1996, *Nimis & Tretiach* (S). – Sardinien: Nuoro, zwischen Dorgali und Cala Gonone, 40°20'N, 9°21'E, 17.4.1971 *Wunder* (M). – Sizilien: Siracusa, S Pachino, 36°43'N, 15°05'E, 80 m, 1.4.1952, *Doppelbaur* (M).

Slowenien. Idrija, 46°00'N, 14°00'E, 1869, *Glowacki* (M).

Kroatien. Istrien: Insel Veglia, 45°02'N, 14°34'E, 50 m, 5.4.1907, *Baumgartner* (W). – Dalmatien: Insel Curzola, 42°57'N, 17°08'E, 14.3.1902, *Baumgartner* (W). – südl. Velebit, Mali Alan, NNO ober Podprag, 44°28'N, 15°20'E, 900 m, 11.6.1973, *Poelt* (GZU).

Spanien. Soria: Hochfläche W Calatayud, 41°21'N, 1°39'W, offenes Juniperetum thuriferae, 1200 m, 23.5.1983, *Hafellner* (GZU). – Valencia: Cullera, 39°10'N, 0°15'W, 209m, 3.5.1986, *Egea & Alonso* (MUB 20202). – Alicante: Benidorm, 38°32'N, 0°8'W, 21.6.1987, *Egea, Moreno & Alonso* (MUB 20203). – Murcia: Aguilas, Cabo Cope, 37°24'N, 1°35'W, 245m, 28.3.1988, *Egea* (MUB 20198). – Almeria: Turre, 37°09'N, 1°53'W, 600 m, 29.3.1988, *Egea, Baeza & Alonso* (MUB 20211). – Granada: La Herradura, 36°44'N, 3°44'W, 315 m, 25.3.1989, *Egea, Baeza & Alonso* (MUB 20222). – Cádiz: Brabate de Franco, 36°32'N, 6°17'W, 310 m, 8.4.1990, *Egea & Alonso* (MUB 20212). – Balearen. Mallorca: Ostküste, Punta de Amer, S Cala Millor, 39°40'N, 3°20'E, Küstengariue, Felsfluren, 5–20 m, 12.4.1987, *Breuss 4738* (W).

Portugal. Algarve: Vila do Bispo, 37°05'N, 8°55'W, 11.7.1989, *Egea* (MUB 20209).

Griechenland. Korfu: Kloster Paläokastritsa, 38°12'N, 20°30'E, 20–30 m, 24.8.1970, *Poelt* (GZU). – Insel Skyros, 38°45'N, 24°30'E, 1927, *K.H. Rechinger* (W). – Attika: Turkowuni bei Athen, 38°00'N, 23°44'E, 13. – 14.6.1932, *K.H. Rechinger* (W). – Ikaria: Hag. Kirykos, 37°43'N, 26°18'E, 50 m, 25.6.1932, *K.H. Rechinger* (W). – Samos: Schlucht NW von Pythagorion, 37°44'N, 26°59'E, VIII.1984, *Poelt* (GZU). – Rhodos: 2 km N Phaliraki, 36°10'N, 28°05'E, 50 m, 5.9.1983, *Poelt* (GZU). – Kreta: Sitia, Maronia 35°09'N, 26°05'E, 8.5.1942, *K.H. Rechinger* (M).

Türkei. Anatolien: Aydin, Samsun, Da_i, S Davutlar, 37°40'N, 27°14'E, 850 m, 29.8.1988, *John* (M).

Zypern. Paphos, Westküste zwischen Cape Drepanon und Lara, 34°75'N, 32°25'E, 30 m, 16.4.1987, *M. & H. Mayrhofer 7694* (GZU).

Marokko. Agadir: Cabo Ghir, 30°43'N, 9°57'W, 0–100 m, 8.4.1987, *Egea & Alonso* (MUB 20217).

Algerien. Constantine: Mansoura, 36°02'N, 4°30'E, *Flagey* (W - Flagey, Lich. Alg. 257).

Tunesien. Halbinsel Bon, Ain Oktor, 17 km NO Soliman, 36°41'N, 10°29'E, 80 m, 8. -20.4.1968, Hertel (M).

USA. Missouri: Ozark County, Mark Twain National Forest, Service Road 147, 36°48'N, 92°43'W, 18.4.1997, *Buck 31976* (NY).

Bahama Islands. New Providence, Soldiers Road, 25°03'N, 77°25'W, 10.9.1904, *Britton* (NY).

Dominikanische Republik. Monte Christi: El Morro de Monte Christi, 19°54'N, 71°39'W, 8.1.1987, *Buck 13948* (NY).

Gemeinsames Vorkommen von *C. chondrodes* und *C. immersa*:

Irland. Clare County: (V. C. 2), Glen of Clab, near Carrad, 51°51'N, 9°22'W, 200 m, 20.5.1982, *McCarthy* (GAL).

Deutschland. Bayern: Oberstdorf, 47°25'N, 10°18'E, *Rehm* (M).

Kroatien. Dalmatien: Nona, am Wege gegen Brevilagna, 44°07'N, 15°14'E, 25 m, 15.4.1913, *Baumgartner* (W).

Spanien. Almeria: Turre, 37°09'N, 1°52'W, 600 m, 29.3.1988, *Egea, Baeza & Alonso* (MUB 20211).

6.2.3. *Clauzadea immersa* (Hoffm.) Hafellner & Bellemère

In: HAFELLNER Beih. Nova Hedwigia 79: 319 (1984) \equiv *Verrucaria immersa* Hoffm., Descr. pl. cl. crypt. p. 58 (1790) spec. nov. (Artikel 58. 3) \equiv *Lecidea immersa* (Hoffm.) Ach., Meth. Lich. p. 34 (1803) \equiv *Patellaria immersa* DC. in: Lamarck & DC., Fl. franc. ed. 3 vol. II p. 346 (1805) \equiv *Lecidella immersa* (Hoffm.) Körb., Parerga lichenol. p. 215 (1861) \equiv *Hymenelia immersa* (Hoffm.) Hazsl., Magy. Birod. Zuzmó-Flór. p. 140 (1884) \equiv *Biatora immersa* (Hoffm.) Sydow, Die Flechten Deutschlands p. 181 (1887) \equiv *Protoblastenia immersa* (Hoffm.) J. Steiner in: Reehinger, Beiträge zur Kryptogamenflora der Insel Korfu II (1915). Typus: [Deutschland, Bayern], "*Hymenelia immersa*; ad saxa jurassica circa patibulum prope Streitberg in Bavaria leg. cl. Arnold". KÖRBER, Lich. sel. Germ. 111 (M-Neotypus, hiermit bestimmt).

= *Lecidea immersa* α *calcivora* Schaer., Lich. helv. spic. sec. 4 p.158 (1833). Typus: SCHAERER, Lich. Helv. exs. 201 (G-Lectotypus, hiermit bestimmt).

= *Lecidea calcivora* A.Massal., Ric. auton. lich. crost. p. 78, fig. 158 (1852). Typus: SCHAERER, Lich. Helv. exs. 201 (G-Neotypus, hiermit bestimmt).

Anmerkungen:

Lichen immersus Weber Spic. fl. goett. p. 188 (1778) ist ein späteres Homonym zu *Lichen immersus* Huds. (1762) und damit illegitim.

Verrucaria immersa Hoffm. (1790): HOFFMANN, im Bestreben das System der Flechten zu vereinfachen und zu straffen, versteht diese Art als Synonym von *Lichen immersus* Weber (1778). Er nimmt damit eigentlich nur eine Umkombination vor. Nach heutiger Auffassung wäre dieses Taxon so ein nomen illegitimum, da bereits der WEBERSche Name ungültig war. Jedoch bietet der ICBN (Tokyo-Code) mit Artikel 58.3 die Möglichkeit, das Epitheton eines bei der Veröffentlichung illegitimen Namens weiterzuverwenden, um einen eingeführten Namen zu konservieren. So folge ich hier SANTESSON (1993), der vorschlägt, diesen Artikel anzuwenden und betrachte *Verrucaria immersa* Hoffm. als nova species.

Das Originalmaterial von WEBERS *Lichen immersus* als auch das von HOFFMANN'S *Verrucaria immersa* ist verschollen. Die Aufsammlungen von WEBER sind durch den Krieg zerstört (STAFLEU & COWAN 1988), das von HOFFMANN einem Brand in Moskau zum Opfer gefallen (HOFFMANN 1825, STAFLEU & COWAN 1979). Bei HOFFMANN fehlen Fundortsangaben gänzlich (1790) oder sind sehr unpräzise mit "um Göttingen oder auf dem Harzgebirge" angegeben (1796). Dagegen enthält die Veröffentlichung von Weber eine auch heute noch exakt lokalisierbare Fundortsangabe "die Bruck" im Göttinger Wald. Dieser Forst war im 18. Jahrhundert ein stark übernutztes Gehölz und von dem Gebiet um die Bruck heißt es: "Die

Waldorte an der Grenze zur Dorfschaft Waake und Klein Lengden hin fand er [ein Gutachter aus Clausthal Zellerfeld] durch Hüten und Diebstahl fast gänzlich kahl" (BORGEMEISTER 1988: 73). Die Situation hat sich seither grundlegend geändert. Wo zu Zeiten WEBERS und HOFFMANNs geringer Bewuchs und offenliegender Kalkstein zu finden waren, wächst nun ein geschlossener Hochwald mit einem Boden, der von einer durchgehenden Humusschicht bedeckt ist. Meine Bemühungen, im Raum Südniedersachsen *C. immersa* zu sammeln, um Material für einen, aus dem Gebiet des locus classicus stammenden Neotypus zu gewinnen, sind so fehlgeschlagen. Für die Festlegung des Neotypus von *C. immersa* standen keine geeigneten Aufsammlungen aus Norddeutschland zur Verfügung. Daher habe ich ein Exsikkat von F. ARNOLD in Süddeutschland gesammelt ausgewählt. Die in jüngerer Literatur (HAUCK 1996: 54) genannte Aufsammlung aus heutiger Zeit: "in ehem. Kalkbruch 500 m O Heissum 12. IV. 1988 H. & J. Ullrich" ist nicht *C. immersa* sondern *Sarcogyne regularis*.

Lichen calcivorus Ehrh. Plant. crypt. 244 (1793) "Herrenhausii" ist ein nomen nudum. Auf dem Titelblatt des Faszikels 25 ist das Erscheinungsjahr mit 1793 angegeben. Die Faszikel wurden zwar verteilt, zu einer Veröffentlichung der Scheden (wie in den vorausgehenden Faszikeln) ist es offensichtlich nicht mehr gekommen (BRITTEN 1922). Das einzige auffindbare Exemplar dieser Exsikkatennummer liegt in GOET (in BM, G, HAL, LE, LINN, M, MW, S, UPS fehlt diese Nummer). Diese Probe ist sehr klein und ich habe auf eine Untersuchung verzichtet, weil eine klare, verlässliche Aussage vorliegt, daß dieses Exemplar "*Sarcogyne pruinosa* (Sm.)" [= *S. regularis*] ist (ARNOLD 1880 p. 563).

Lecidea immersa α *calcivora* Schaer. Lich. Helvet. exs. 201 ist zunächst ohne Beschreibung veröffentlicht. SCHAERER (1833) validiert diesen Namen durch Einfügen einer Diagnose, stellt aber diese Varietät in die Synonymie von *Lecidea immersa*.

Lichen calcivorus Ehrh. ex Wahlenberg (1826) ist ein nom. illeg. nach Art. 52.1 ICBN (Tokyo-Code). Der Typus einer älteren Art (*L. immersus*) wurde mit eingeschlossen.

Lecidea calcivora A.Massal. wird hier als spec. nov. aufgefaßt. In VER ist kein Originalmaterial vorhanden, das MASSALONGO zur Beschreibung der Art vorgelegen hat. Daher habe ich ein Exemplar aus dem in der Beschreibung erwähnten Exsikkat: SCHAERER Lich. Helvet. exs. 201 als Neotypus festgelegt. Diese Exsikkatennummer ist uneinheitlich. Die Belege in VER und S enthalten *Lecidella stigmatea*, die in G und GZU dagegen *C. immersa*.

Lecanora calcivora Hue in ZAHLBRUCKNER (1930), laut HUE (1896) *Lecanora calcivora* (Ehrh.) Nyl., geht wohl auf einen Schreib- oder Druckfehler zurück, denn dieser Name steht bei HUE, als Fremdkörper unter lauter Arten der Gattung *Lecidea*. Aus dem Text geht kein Hinweis auf eine gewollte Umkombination hervor. Die Art wird jedoch als synonym mit *Lecidella immersa* Körb. gesehen.

Hymenelia lithofraga Bagl. in ZAHLBRUCKNER (1930) beruht auf einem Interpretationsfehler ZAHLBRUCKNERS. BAGLIETTO bezieht sich in der zitierten Arbeit auf MASSALONGOS 1854 erstmals erwähnte (nomen nudum) und 1855 korrekt beschriebene Art.

Literatur:

ANDREEV et al. (1998: 132), FRÖBERG (1989: 54), GIRALT et al. (1997: 128), KÖRBER (1855: 328), KREMPPELHUBER (1861: 193), LETTAU (1954: 251), NIMIS (1993: 248), RENOBALLES (1996: 91), NAVARRO-ROSINÉS (1992: 140), SCHAERER (1833: 158, 1850: 126), SMITH (1926: 45), TÜRK & POELT (1993: 38).

Beschreibung der Art:

Thallus: überwiegend endolithisch oder selten Ansätze eines epilithischen Thallus, weiß, grau, beige, immer hell und unauffällig, matt, in trockenem und angefeuchtetem Zustand unverändert, mit Oxalat durchsetzt, strukturlös, ohne erkennbare Organisation und ohne klare Grenze zum Substrat mit regellos verteilten Algen; Höhe < 1 mm.

Apothecien: 0,3–0,5–0,8 mm im Durchmesser, einzeln stehend, rund, vollständig oder in Teilen in das Substrat eingesenkt oder stark angepreßt, nach dem Herauslösen Gruben im

Substrat hinterlassend; Basis schwach verengt; Rand schwarz, matt (in Ausnahmen glänzend), dünn, ohne Verformungen, reif bleibend oder sehr selten verdrängt; Scheibe flach bis schwach konvex, matt, nicht pruinös, in trockenem Zustand braun, schwarzbraun, schwarz, in angefeuchtetem Zustand bleibend rotbraun oder für kurze Zeit rotbraun und dann rasch schwarz werdend.

Excipulum: bei eingesenkten Apothecien lateral stark reduziert oder bei nicht eingesenkten Formen deutlich entwickelt, basal immer stark reduziert, randlich dunkelbraun, braun oder rotbraun, innen häufig unpigmentiert; laterale Breite 20–48–100 µm, pigmentierter Anteil 5–30–80 µm; basale Breite 10–26–0 µm; Excipularhyphen verzweigt und anastomisierend, nicht randlich parallel angeordnet; Randzellen schwach verdickt; apikale Zellen Länge 4–5,5–6 µm, Breite 4–4,8–5 µm; subapikale Zellen Länge 5–7,8–10 µm, Breite 2–2,8–3 µm.

Hypothecium: hellbraun, seltener orangebraun oder farblos, breit in das Substrat eingesenkt, ohne deutliche basale Begrenzung.

Hymenium: 55–93–150 µm hoch, sehr selten mit Granula vom Typ Hypnorum-Blau (nur einmal beobachtet); Epihymenium ocker bis braun gefärbt.

Paraphysen: nicht moniliform, gering anastomisierend und verzweigt; apikale Zellen schwach verdickt oder unverdickt, Länge 8–6,3–5 µm, Breite 3,2–4–4,5 µm; subapikale Zellen Länge 8–8,5–9 µm, Breite 2–2,3–2,5 µm.

Ascus: Länge 40–68–85 µm, Breite 9–18–28 µm; Tholus mit schwach divergierender, klar abgrenzbarer, nach oben offener amyloider Röhre ("Porpidia-Typ"); Tholushöhe 2,5–5,9–11 µm.

Sporen: ellipsoid, mit deutlich entwickeltem erst bei Reife grob warzigen Perispor, Länge incl. Perispor (11)11,3–15,4–20(23) µm, Breite incl. Perispor (7)7,5–9,4–12,3(15) µm, Länge excl. Perispor (10)10,7–12,3–15,3(18) µm, Breite excl. Perispor (4)5–6,5–8,3(9) µm; Längen/Breitenindex 1,5–1,9–2,5; Stärke des Perispor 0,8–1,5–2,1 µm.

Pycniden: sehr häufig, marginal in Reihen oder/und laminal, einzeln oder in Gruppen stehend, rund bis sackartig geformt, sitzend bis halb eingesenkt, ungekammert oder gekammert; conidiogene Hyphen septiert, selten verzweigt oder verwachsend; Conidiogenese apikal und lateral; Conidien bacilliform, Länge 3–4,5–8 µm, Breite 1–1,5–2 µm.

Diskussion:

Die Ausbildung des Thallus läßt zwei Hauptformen mit unterschiedlichen ökologischen Schwerpunkten erkennen. Bevorzugt in alpinen Lagen findet sich die endolithische, unauffällige Form. Sie ist gekennzeichnet durch ein lockeres Hyphengeflecht mit unregelmäßig verteilten Algen, das die Gesteinsoberfläche überzieht und diese dabei wenig verändert. Das Aussehen des Thallus ist matt und rau, hervorgerufen durch Oxalatkristalle, die auf der Oberfläche abgelagert werden. Die Farbe variiert von weiß über grau bis beige, jeweils abhängig von der Zusammensetzung des Substrats. In kollinen bis submontanen Lagen häuft sich eine auf den ersten Blick endolithisch wirkende Form, die mit einer scheinbar gleichmäßigen, glatten, meist weißen Schicht (die Farbe kann durch aufgelagerte Fremdalgen verfälscht sein) das Substrat überzieht. Jedoch ist auch hier keine Organisation zu erkennen. Die Algen der Flechte sind unregelmäßig verteilt, bilden noch keine Schicht. Diese beiden Formen sind nicht streng den beiden Lebensräumen zuzuordnen, bedeuten keine klare Trennung, Übergangsformen sind reichlich zu finden, aber eine schwerpunktmäßige Häufung ist zu erkennen. Eine Trennung von *C. immersa* in eine mediterrane Form und eine zweite, die er nördlich der Alpen ansiedelt, hielt bereits LETTAU (1954) für möglich. Seine Merkmale sind der Grad der Einsenkung der Apothecien in das Substrat und voneinander abweichende Thalli. Jedoch sind weder eine unterschiedliche Ausprägung eines mehr oder weniger endolithischen Thallus, noch die Anheftung der Apothecien an das Substrat geeignete Merkmale, eine Art sicher und überzeugend aufzusplitten.

Die Apothecien sind meist in das Substrat eingesenkt, mit einem sehr schmalen, wenig pigmentierten, fast eckig anmutenden Excipulum, dessen Form geprägt ist von dem Druck, den

das in die Breite wachsende Hymenium auf die Randzone ausübt. Wesentlich seltener sind nur halbeingesenkte Apothecien anzutreffen, die dann über ein deutlich ausgebildetes Excipulum mit stärkerer Pigmentierung verfügen. Diese Form korreliert nicht mit anderen Merkmalen.

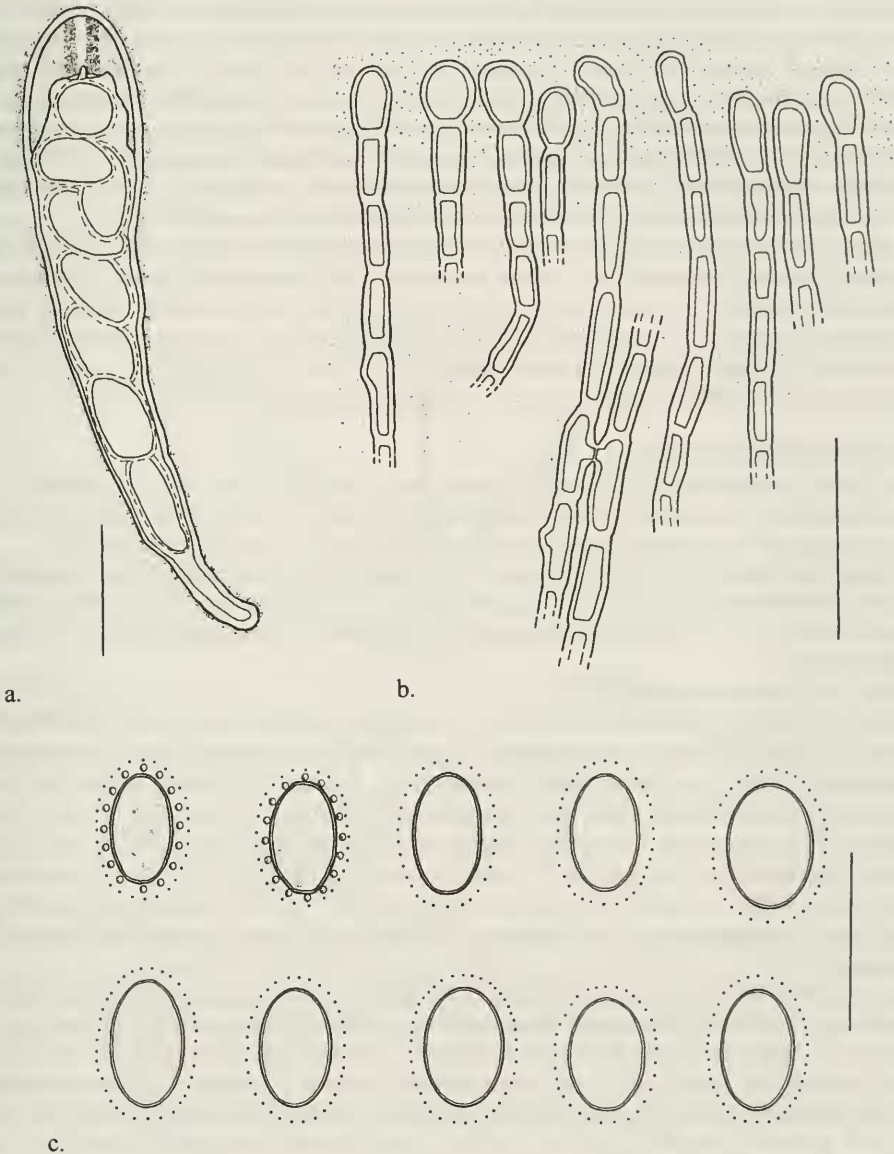


Abb. 13: *C. immersa*: a. Reifer Ascus mit amyloid reagierender Außenwand und schmäler, deutlich abgesetzter, schwach divergierender amyloider Röhre im Tholus ("Porpidia-Typ"), nach Behandlung mit I, Maßstrich = 15 µm. b. Apikaler Bereich der Paraphysen mit teils schwach, teils unverdickten Endzellen. Die im Bereich des Epithymeniums ocker bis braun pigmentierte Hymenialgallerte ist angedeutet, nach Behandlung mit K, Maßstrich = 20 µm. c. Sporen mit deutlichem, breitem Perispore, in dem bei Reife warzige Strukturen gebildet werden, in H₂O, Maßstrich = 20 µm.

Mit dieser Einsenkung der Apothecien in das Substrat sind die reproduktiven Organe einerseits offensichtlich gut geschützt gegen mechanische Schädigungen, wie Windschliff oder Tierfraß. Andererseits sind die Apothecien so weniger dem Wind ausgesetzt. Die tägliche Austrocknung wird verlangsamt, die Feuchtigkeit steht länger für Wachstumsprozesse zur Verfügung.

C. immersa bildet besonders häufig Pycniden, die mit geringem Aufwand zu finden sind. Diese können genauso wie bei den anderen Arten laminal angeordnet sein. Daneben werden aber auch mit großer Häufigkeit Pycniden marginal gebildet und in auffälligen Reihen in Rinnen angeordnet. Diese Variante findet sich immer dann, wenn zwei Individuen der gleichen Art aufeinandertreffen, die sich auf diese sehr charakteristische Art gegeneinander abgrenzen. Eine vergleichbare Abgrenzung gegenüber fremden Arten wird nicht gebildet. Es stellt sich die Frage nach dem Sinn, und es drängt sich die Vermutung auf, daß hier Spermata gebildet werden, um die genetische Vielfalt der Population zu erhalten.

Ein weiteres, sehr auffälliges Merkmal dieser Art sind die Sporen, die bei Reife grobwarzige, hyaline Strukturen im Perispor ausbilden. Die Beobachtung dieses Phänomens ist natürlich abhängig vom Reifegrad der Sporen und somit nicht generell bei allen Belegen erkennbar. Neben sehr vielen Proben, die nur unstrukturierte Sporen aufwiesen, waren bei zahlreichen Untersuchungen in einem Präparat jedoch alle Übergänge von glattem Perispor über beginnend warzig bis hin zu deutlich warzigem Perispor zu erkennen.

Verwechslungsmöglichkeiten:

Die bislang unzureichenden Beschreibungen der *Clauzadea*-Arten und die dadurch verursachte unklare Abgrenzung, haben dazu geführt, daß *C. immersa* und *C. chondrodes* in der Vergangenheit sehr häufig miteinander verwechselt wurden (siehe *C. chondrodes*).

Bisweilen finden sich Verwechslungen mit *Rinodina immersa* bedingt durch eine ähnliche Ökologie und eine habituelle Übereinstimmung der Thalli und der Apothecien. Eine klare Unterscheidung der Arten ist jedoch anhand der braunen, zweizelligen Sporen bei *R. immersa* leicht möglich.

Schad- und Regenerationsformen:

Auf eine leichte Schädigung deutet immer eine raue Oberfläche der Scheibe hin, im Dünnschnitt meist kenntlich an einer fehlenden Pigmentierung des Epihymeniums mit kollabierten Apikalzellen oder einer verstärkten Pigmentierung, die dann bis zu drei Zellen weit in das Hymenium hineinreichen kann. Ein weiteres Indiz für eine Schädigung ist eine pruinose Scheibe. Hier sind dann die oberen Schichten stärker gestört. Dies wird in der Literatur fälschlicherweise als Merkmal für *C. immersa* angegeben (LETTAU 1954). Die eingesenkten Apothecien dieser Art sind offenbar recht gut geschützt gegen Tierfraß, weisen nur oberflächliche Schädigungen auf und zeigen wohl deshalb auch keine besonderen Regenerationsformen.

Zur Beurteilung sehr alten Materials (z.B. Belege von Schaerer) mit nur wenigen vorhandenen Apothecien hat sich die Beobachtung, daß die Gruben, welche die Apothecien im Substrat hinterlassen, senkrechte Wände besitzen, als sehr hilfreich erwiesen. Im Gegensatz dazu weisen die Gruben, die von verschiedenen Arten der Gattung *Verrucaria* im Gestein hinterlassen werden, die Form der Perithezien nachzeichnend, eine deutliche Rundung auf.

Substrat/Ökologie/Soziologie:

C. immersa ist eine calciphile Art. Sie besiedelt vorzugsweise die härteren Kalke (Dolomit, Marmor) und ist selten auf den weicheren Kalken zu finden. Anthropogene Materialien werden nicht besiedelt. Sie wächst in allen Höhenlagen, vom Flachland bis in die alpine Stufe, zeigt aber in ihrem Vorkommen einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im hochmontanen und alpinen Bereich. Senkrechte Felswände in lichtreicher oder auch leicht beschatteter Lage (NIMIS 1993) sind geeignete Wuchsorte, aber auch anstehende Felsen in taufeuchter Umgebung in tieferen Lagen werden akzeptiert.

Ein gemeinsames Vorkommen bei nicht mehr als zehn der untersuchten Belege mit *C. chondrodes*, die einen Verbreitungsschwerpunkt im kollinen bis montanen Bereich hat, deutet auf eine Überlappung der Ökologie dieser beiden Arten hin. Auch *C. immersa* ist eine wärmeliebende Art, die zum Wachstum ein humides Klima benötigt. Um diesem Standortanspruch in der alpinen Stufe gerecht werden zu können, ist *C. immersa* mehr noch als *C. chondrodes* auf ein besonderes Mikroklima angewiesen. Nischen in den Felswänden mit besonnten, windarmen Räumen und mit ausreichender Tau- oder Nebelfeuchte sind für diese Art unabdingbar.

Die Vergesellschaftung mit Vertretern der drei häufigsten Begleitarten von *Clauzadea* (*Verrucaria* spec., *Protoplastenia* spec., *Caloplaca* spec.) zeigt bei dieser Art ein ähnliches Bild wie bei *C. monticola*. Auch die Beziehung zu Blaualgenfechten und freilebenden Cyanobakterien ist ähnlich unbedeutend und kommt nur selten vor. *C. immersa* zeigt keine Beziehungen zu *Farnoldia jurana* und *Opegrapha* spec. und wird auch nur selten als Wirt von *Muellerella pygmaea* var. *athallina* akzeptiert.

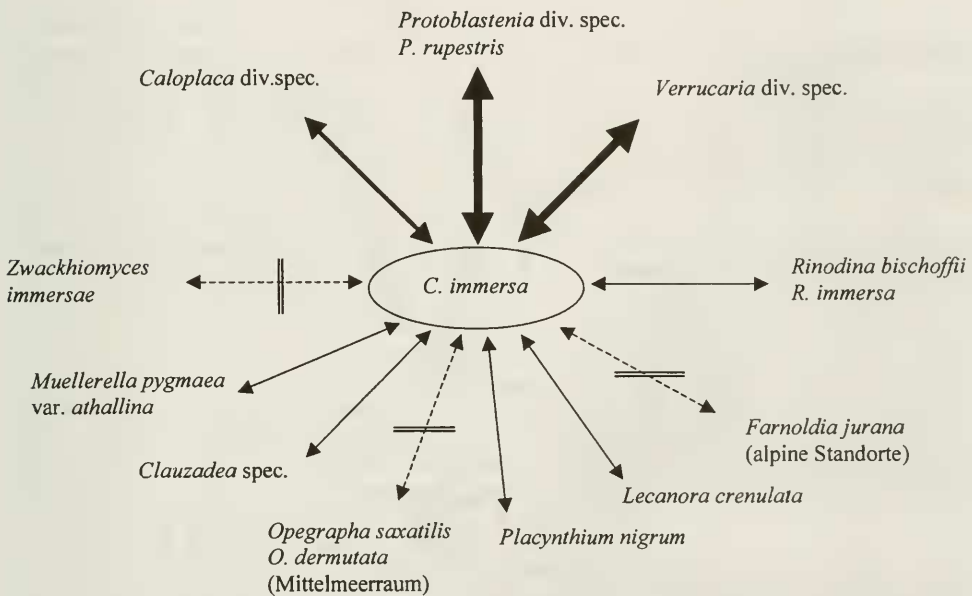


Abb. 14: Grafische Darstellung der wichtigsten Gattungen und Arten, die gemeinsam mit *C. immersa* vorkommen. Die Stärke der Pfeile drückt die Häufigkeit des gemeinsamen Vorkommens aus. Außerdem wird die Beziehung der Arten der Gattung untereinander und zu spezifischen Begleitarten gezeigt. Besteht keine Beziehung, so ist der Pfeil durchgestrichen.

Verbreitung:

Das Areal dieser wärmeliebenden Art ist nahezu identisch mit dem von *C. chondrodes* mit einem deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im sub- und mediterranen Bereich. Die fast deckungsgleiche Ausdehnung des Areals der beiden Arten ist jedoch beschränkt auf die kolline und montane Stufe. Während *C. chondrodes* nur in Ausnahmen bis hinauf in die alpine Stufe geht, ist *C. immersa* im sub- und alpinen Bereich sehr stark vertreten. Sie fehlt jedoch gleichzeitig in der sub- und arktischen Zone und unterscheidet sich dadurch in ihrem Verbreitungsmuster ganz deutlich von *C. monticola*.

Das Vorkommen im Mittelmeerraum, insbesondere in Italien und auf der iberischen Halbinsel ist dichter, als die Verbreitungskarte vermuten läßt. Aus dem nicht europäischen mediterranen Bereich ist *C. immersa* gemeldet aus Israel (GALUN et al. 1996), Marokko (EGEA

1996), Tunesien (SEAWARD 1996), Türkei (JOHN 1996).

Nördlich des Alpenhauptkammes kommt *C. immersa* recht selten vor. Sie gedeiht im atlantisch geprägten Klima der britischen Inseln und in Nordfrankreich genauso wie im Alvar der baltischen Region. Andere, vereinzelte Fundorte zeichnen sich wohl durch kleinräumig gegebene und tolerierbare klimatische Verhältnisse aus.

Die Verbreitung in Osteuropa wird vom trockenen kontinentalen Klima begrenzt und ist stark eingeschränkt, scheint aber geringfügig ausgedehnter zu sein als bei *C. chondrodes*. Wenige Funde bis in die Ukraine hinein sind bekannt (OXNER 1968, 1993).

C. immersa wird in der Checkliste der USA geführt (ESSLINGER 1997). Die dortigen Fundortsangaben deuten auf eine Verbreitung in den südlichen Regionen der USA. Sie wurde auch von den Bahamas gemeldet (BRITTON & MILLSPAUGH 1920). Diese Angabe muß jedoch mit Vorsicht gewertet werden. Ein solcher Beleg lag mir vor und hat sich als *C. chondrodes* erwiesen.

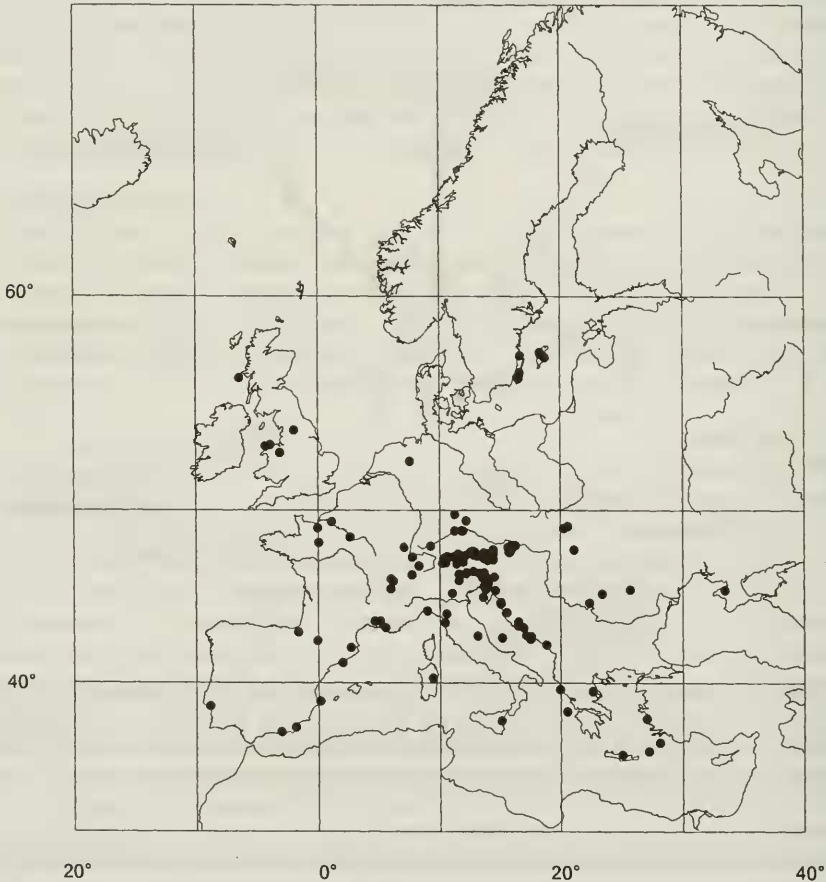


Abb. 15: Verbreitungskarte der untersuchten Belege von *Clauzadea immersa* in Europa und Nordafrika.

Exsikkate:

ANZI, Lich. exs. Ital. 266 (M, W); 267 (M, M); ARNOLD, Lich exs. 360 (GOET, M, M, W, W); 360b (GOET, M, M, W, W); DUFOUR, Lich. Pyrénées 462 (M); HEPP, Flecht. Europ. 240 (M); KÖRBER, Lich. sel. Germ. 111 (M); LEIGHTON, Lich. Brit. exs. 30 (H, H); 94 (W); MALME, Lich. suecici exs. 995 (H); MOUGEOT & NESTLER, Stirpes Crypt. 945 (M, W);

RABENHORST, Lich. europ. exs. 597 (GZU, H, M); SCHAERER Lich. Helv. exs. 201 (G, G, GZU).

Das Exsikkat SCHAERER, Lich Helv. exs. 201 ist uneinheitlich. Die Proben in G und GZU sind *C. immersa*, die in VER und S sind *Lecidella stigmatea*.

Folgende unter *C. immersa* geführte Exsikkatenbelege sind fehlbestimmt:

Lecidea immersa, Flörke, Deutsche Lich. 23 (M) = *Sarcogyne regularis*; *Lecidea immersa* var. *atrosanguinea*, Flotow, Lich. exs. 193 B (M), 193 A, B (HAL) = *Sarcogyne regularis*; *Lecidea immersa* var. *atrosanguinea*, Flotow, Lich. exs. 194 A, B (HAL, M) = *Lecidella stigmatea*; *Lecidea immersa* var. *depauperata*, Flotow, Lich. exs. 195 (HAL) = *Sarcogyne clavus*; *Lecidea immersa* var. *lithophila*, Flotow, Lich. exs. 197 (HAL) = *Lecidella stigmatea*; *Lecidea immersa*, Marcucci, Un. itin. crypt. X (GOET, M, W) = *Clauzadea chondrodes*; *Lecidea calcivora*, Nylander, Herb. Lich. Paris 138 (M, W) = *Clauzadea chondrodes*. Die endgültige Zuordnung blieb unklar bei: *Lecidea immersa* var. *pruinosa*, Schaerer, Lich. Helv. exs. 202 (W).

Untersuchte Belege:

Schweden. Gotland: Visby, Galgberget, 57°39'N, 18°18'E, 25.6.1917, *Malme* (S) – Öland: Resmo, 16°30'N, 56°30'E, *Stenhammar* (M).

Großbritannien. Main Argyllshire (V. C. 98): [Insel] Lismore, 56°30'N, 6°28'W, 1876, *Crombie* (H-Nyl. 20847). – Mid-west Yorkshire (V. C. 64): Grassington, 54°04'N, 2°00'W, 200–250 m, 3.6.1979, *Ahti* 37720 (H). – Carnavonshire (V. C. 49): Great Ormes Head, 53°21'N, 3°53'W, 1879, *Leighton* (H - Leight., Lich. Brit. exs. 30) (NY). – Denbigshire (V. C. 50): Eglwyseg, Llangollen, 52°58'N, 3°08'W, *Leighton* (W - Leight., Lich. Brit. exs. 94)

Deutschland. Niedersachsen: Lengerich, 52°33'N, 7°31'E, *Nitschke* (H). – Nordrhein-Westfalen: Klippen bei Stadtberge, *Lahm* (S). – Baden-Württemberg: Sigmaringen, 48°05'N, 9°13'E, 20.11.1906, *Sautermeister* (H). – Bayern: Streitberg, 49°48'N, 11°13'E, 359 m, *Arnold* (M - Körber, Lich. sel. Germ. 111) – Kelheim, Altmühltal, Klausenhöhle gegenüber Essing, 48°56'N, 11°47'E, 350 m, 11.12.1977, *Feuerer* (HBG) – Draba-Felsen bei Etterzhäusen a. d. Naab, 49°27'N, 12°11'E, 26.6.1988, *Bresinsky & Poelt* (GZU) – Allgäu, Nebelhorn, 47°25'N, 10°21'E, *Rehm* (S) – Bad Tölz-Wofratshausen, Achselköpfe östl. Benediktenwand, 47°35'N, 11°37'E, 1650 m, 30.5.1977, *Feuerer* (HBG) – Garmisch-Partenkirchen, Schachen, 47°30'N, 11°06'E, *Arnold* (S) – westl. Karwendelspitze, 47°26'N, 11°17'E, 1500 m, 30.10.1982, *Feuerer* (HBG) – Hochgern, 47°45'N, 12°31'E, 1550 m, VIII.1869, *Arnold* (H-Nyl. 20837) – Reiteralm, Weg von der Traunsteiner Hütte zum Schrecksattel, 47°38'N, 13°00'E, 1600 m, 9.6.1968, *Wunder* (M).

Ukraine. Krim, Usan-Tschu, 45°37'N, 33°28'E, 1900, *Elenkin* (LE).

Frankreich. Calvados: 49°04'N, 0°3'W, *Malbranche* (M). – Essonne: Nandy, 48°35'N, 2°35'E, 24.2.1897, *Nylander* (H-Nyl. 21299). – Hautes Rhin: Vogesen, 48°00'N, 7°00'E (M - Mougeot & Nestler, *Stirpes Crypt.* 945). – Sarthe: Fresnay, 48°16'N, 0°02'E, VIII. 1908, *Monguillon* (S). – Ain: Reculet, 46°15'N, 5°56'E, I.1855, *Müller Argau* (M). – Haute Savoie: Mt. Salève, 46°8'N, 6°08'E, 8.7.1927, *Magnusson* (S). – Seine Maritime: Pt. Couronne, 49°25'N, 1°05'E, 1917 (M). – Savoie: Aix-les-Bains, 45°41'N, 5°55'E, 1893, *Harmand* (M - Harmand, 1008). – Gard: Beaucaire, 43°48'N, 4°37'E, 1893, *Nylander* (H-Nyl. 20845). – Vaucluse: Cheval Blanc, Cavaillon, 43°48'N, 5°04'E, 200 m, 17.7.1970, *Hertel & Clauzade* (M). – Bouches du Rhône: Arles, 43°40'N, 4°38'E, *Schaerer* 37 (S).

Slowakei. Tatra, Eisernes Tor, 49°10'N, 20°35'E, 28.9.1868, *Lojka* (M).

Österreich. Vorarlberg: Lechtaler Alpen, zwischen Wäldle und Spullersee, 47°08'N, 10°12'E, 1600 m, 29.7.1986, *Türk* 8807 (LI). – Tirol: Lechtaler Alpen, Pians, Gatschkopf, 47°10'N, 10°29'E, 8.8.1894, *Arnold* (M) – Karwendel, oberhalb Bettelwurf-Hütte, 47°21'N, 11°31'E, 2100 m, 16.8.1986, *Feuerer* (HBG) – Tannheimer Tal, Kugelhorn, 47°31'N, 10°37'E, 2000 m, 16.10.1951, *Schröppel* (GZU) – Wilder Kaiser, Ellmauer Halt, 47°33'N, 12°05'E, 2200 m, 19.8.1978, *Türk* 2434 (LI) – Matrei, Waldrast, 47°06'N, 11°23'E, 1850 m, VII.1869, *Arnold* (M) – Zillertal, Gerlossteinwand, 47°12'N, 11°55'E, 10.8.1887, *Arnold* (M). – Salzburg: Pinzgau, 7km ENE von Lofer, 47°49'N, 12°43'E, 1900–2150 m, 19.6.1985, *Wittmann* (LI) – Tennengebirge, Aufstieg zur Knallsteinplatte, 47°32'N, 13°07'E, 1800–2000 m, 7.6.1985, *Wittmann* 084189 (LI) – Pongau, Rötstein bei Filzmoos, 47°28'N, 13°45'E, 2000 m, 26.8.1994, *Türk* L586 (LI). – Oberösterreich: Groß Pyhrgas, 47°40'N,

14°24'E, 9.9.1863, *Juratzka* (S) – Ischl, Salinenleitung Ischl/Laufen, 47°41'N, 13°38'E, 11.7.1867, *Lojka* (W) – Dachsteingruppe, Lackenmoosalm "auf dem Stein", N über Schladming, 47°24'N, 13°42'E, 2000 m, 29.7.1985, *Poelt* (GZU). Niederösterreich: Schneeberg, unter den Abstürzen des Kaisersteines, 47°45'N, 15°47'E, 2000 m, 24.8.1919, *Baumgartner* (W) – Wienerwald, Perchtoldsdorf, 48°07'N, 16°16'E, 24.3.1912, *Zahlbruckner* (H). – Kärnten: Gailtaler Alpen, Villacher Alpe, 46°36'N, 13°40'E, 1800–2000 m, 23.5.1994, *Poelt & Pittoni* (GZU) – Karnische Alpen, Tresdorfer Alm, W über dem Naßfeld, 46°34'N, 13°15'E, 1700–1750 m, 23.7.1994, *Poelt* (GZU) – Steiner Alpen, Vellacher Kotschna, Grat westl. des Sannataler Sattels, 46°22'N, 14°30'E, 2000 m, 5.8.1975, *Poelt* (GZU). – Steiermark: Dachsteingruppe, Ramsau, Weg von der Dachsteinsüdwandhütte Richtung Hunerscharte, 2000–2100 m, 7.8.1993, *Poelt & Grube* (GZU) – Grazer Bergland, Raabklamm E Weiz, 520–600 m, 2.5.1993, *Poelt* (GZU) – Hochschwab-Gruppe, Einstieg Güntherweg, 2000 m, 14.7.1985, *Hafellner* (GZU) – Totes Gebirge, 1,3 km ESE vom Albert-Appel-Haus, Redender Stein, 47°40'N, 13°54'E, 1850–1900 m, 15.8.1986, *Wittmann & Türk* (LI) – Niedere Tauern, Wölzer Tauern, 2km NNW der Planneralm, 47°27'N, 14°17'E, 2100 m, 13.9.1993, *Wilfling & Möslinger 342a* (GZU) – Wasserfallweg im Gesäus gegen die Kehshütte, 1500 m, 13.9.1896 (W).

Rumänien. Banat: Kronstadt, 'Czenk', Brasso, 45°40'N, 25°40'E, *Lojka* (W).

Schweiz. Bern: Kandersteg, 46°29'N, 7°40'E, 21.7.1927, *Magnusson* (S). – Luzern: Pilatus, 46°59'N, 8°16'E, 1855, *Hepp* (M).

Ungarn. Polgár, Vigam, 47°53'N, 21°05'E, 1909, *Steiner* (W).

Italien. Trentino-Alto Adige: Schlern, 46°31'N, 11°34'E, 1860 m, VII.1867, *Arnold* (H-Nyl. 4997). – Veneto: Verona, 45°26'N, 11°00'E (M - Anzi, Lich. exs. Ital. 267). – Friuli Ven. Giulia: Triest, Val Rosandra SE Triest, 45°39'N, 13°47'E, 8.4.1987, *Poelt* (GZU). – Emilia: Modena, Piandelagotti 44°14'N, 10°31'E, 13.5.1925, *Gunardi* (S). – Ligurien: Genua, 44°24'N, 8°56'E, *F. Baglietto* (M - Erb. Crittog. Ital. 689). – Toskana: Pisa, Monte Pisano, 43°43'N, 10°24'E, 20–30 m, 28.10.1978, *Poelt* (GZU). – Marche: Macerata, M. Bove, near Visso, 42°56'N, 13°05'E, 1750–1900 m, 6.8.1996, *Nimis & Tretiach* (S). – Puglia: Monte Gargano, 1000 m, 19.4.1952, *Doppelbaur* (M). – Sardinien. Prov. Nuoro: Monte Albo, NW Abbrüche der Punta Cupetti S Cantoniera di S. Anna, 40°20'N, 9°21'E, 900 m, 25.7.1985, *Nimis & Poelt* (GZU). – Sizilien. Palermo: Piano, 37°36'N, 15°05'E, 1600 m, VI.1988, *Pietschmann* (M).

Slowenien. Krainer Schneeberg, 45°36'N, 14°35'E, *A.J. Kerner* (M).

Kroatien. Istrien: Senjsko Bilo, 44°54'N, 15°02'E, 500 m, 28.8.1925, *Kümmerle* (S). – Dalmatien: Insel Curzola, 42°57'N, 17°08'E, 30 m, 9.3.1904, *Baumgartner* (W) – Velebit, Gipfel von Sveto brdo, 44°19'N, 15°32'E, 1750 m, 17.6.1912, *Baumgartner* (W).

Serbien. Montenegro: Lovcen, 42°23'N, 18°49'E, 1929, *Servit* (S).

Spanien. Catalunya, Barcelona: Castelldefels, Barranc de Vallbona, 41°17'N, 1°58'E, 9.7.1992, *Gómez-Bolea et al.* (BCC 8223). – Aragon: Torla, Val Ara, 42°38'N, 0°06'W, 16.10.1989, *Llimona & Pereira* (BCC 6401 und 6396). – Alicante: Denia, 38°51'N, 0°7'E, 300–400 m, 25.11.1989, *Alonso* (MUB 20200). – Almeria: Turre, 37°09'N, 1°53'W, 600 m, 29.3.1988, *Egea, Baeza & Alonso* (MUB 20211). Granada: Turon, 36°52'N, 3°04'W, 12.4.1963, *Llimona* (BCC 252).

Portugal. Estremadura: Setubal, 38°32'N, 8°54'W, 150 m, 18.2.1987, *Egea & Alonso* (MUB 20204).

Griechenland. Thessaliae: Monte Olympos, Vallis Spatulas, 39°30'N, 22°35'E, 2050 m, 17.7.1927, *Handel-Mazetti* (W). – Korfu: Berg Santi Deki, 38°12'N, 20°30'E, 1912, *K.H. Rechinger* (W). – Samos: Bachschlucht bei Vathy 37°44'N, 26°59'E, III.1934, *K.H. Rechinger* (W). – Rhodos: M. Attario, 36°10'N, 28°05'E, 1100 m, V.1935, *K.H. Rechinger* (W). – Karpathos: Volada, 35°35'N, 27°10'E, VI.1935, *K.H. Rechinger* (W). – Kreta: Stia, Maronia, 35°20'N, 25°00'E, 8.5.1942, *K.H. Rechinger* (W).

Marokko. Al-Hoceima, Club Méditerranée, 20–30 m, 11.4.1990, *Egea & Alonso* (MUB 20199).

Gemeinsames Vorkommen von *C. chondrodes* und *C. immersa*: Siehe unter *C. chondrodes*.

6.2.4. *Clauzadea metzleri* (Körb.) Clauzade & Cl.Roux ex D.Hawksw.

In: Coppins et al. Lichenologist 24(4): 367 (1992) = *Biatora metzleri* Körb., Parerga lichenol. p. 162 (1860) = *Lecidea metzleri* (Körb.) Th.Fr., Lichenogr. scand. 1: 478 (1874) = *Protoblastenia metzleri* (Körb.) J. Steiner in: Reehinger, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 65: 203 (1915). Typus: [Deutschland, Hessen], Umgegend von Frankfurt [Taunus?] 1859, com. Metzler (L – Lectotypus, HERTEL 1973: 492).

= *Lecidea oolithina* Nyl., Flora 45: 464 (1862) = *Biatora oolithina* (Nyl.) Arnold, Flora 53: 476 (1870). Typus: [Frankreich, Calvados], Falaise (H - Nyl 20680 – Lectotypus, hiermit bestimmt).

Literatur:

ANDREEV et al. (1998: 132), FRIES (1874: 478), FRÖBERG (1989: 55), KÖRBER (1860: 162), HARMAND (1898: 56), LETTAU (1954: 251), NIMIS (1993: 249), NYLANDER (1862: 463–464), RENOBALLES (1996: 92), NAVARRO-ROSINÉS (1992: 141), SMITH (1926: 40), TÜRK & POELT (1993: 38).

Beschreibung der Art:

Thallus: endolithisch oder sehr selten epilithisch, weiß, grau, ocker oder hellbraun, matt, in trockenem und angefeuchtetem Zustand unverändert, strukturlös, überzogen mit einem lockeren Hyphengeflecht ungeschichtet und mit unregelmäßig verteilten Algen das Substrat, in wenigen Ausnahmen geschichtet, dann sind die Hyphen an der Oberfläche miteinander verbacken und bilden eine durchgehende, nicht rimose Schicht; Höhe < 1 mm.

Apothecien: 0,4–0,6–1,2 mm im Durchmesser, einzeln und rund, oder in Gruppen und sich dann gegenseitig verformend, angepreßt oder halb eingesenkt in das Substrat, nach dem Herauslösen Gruben im Substrat hinterlassend; Basis stark verengt; Rand schwarz, selten braun, matt, sehr selten glänzend, bleibend oder selten verdrängt, glatt oder in Ausnahmen wellig verformt, in trockenem Zustand gerne aufgebogen, dem Substrat aufliegend; Scheibe in trockenem Zustand flach bis schwach konvex, in angefeuchtetem Zustand konvex aufquellend, matt, in trockenem Zustand braun bis dunkelbraun, in angefeuchtetem Zustand bleibend rotbraun bis hellbraun; Granula vom Typ Hypnorum-Blau kommen nicht vor.

Excipulum: lateral deutlich entwickelt, basal stark reduziert, randlich braun, rotbraun oder dunkelbraun, innen meist unpigmentiert oder selten braun; laterale Breite 20–58–85 µm, pigmentierter Anteil 5–18–35 µm; basale Breite 10–19–30 µm; Excipularhyphen anastomisierend, stark verzweigt, mit wirrer randlich nicht paralleler Anordnung; Randzellen blasig verdickt; apikale Zellen Länge 7,5–10,1–14 µm, Breite 5–6,7–10 µm; subapikale Zellen Länge 5,5–10,3–15 µm, Breite 1,5–3,1–4 µm.

Hypothecium: von oben nach unten abnehmend hellbraun bis ocker oder farblos, breit und geradlinig in das Substrat eingesenkt.

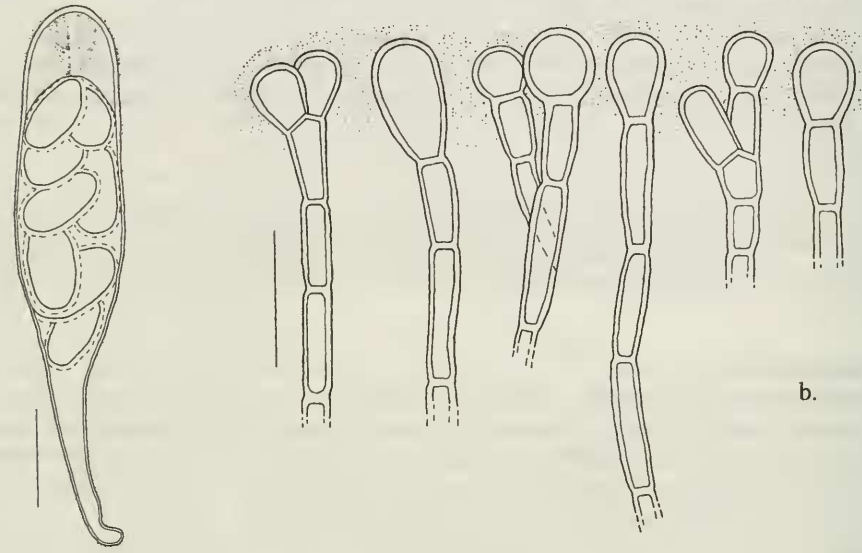
Hymenium: 90–118–150 µm hoch., Epihymenium braun bis ockerfarben oder rotbraun.

Paraphysen: nicht moniliform, gering anastomisierend und verzweigt, apikale Zellen stark verdickt, Länge 7–9–12 µm, Breite 4–5,3–6 µm; subapikale Zellen Länge 8–11,8–17,5 µm, Breite 2–2,7–3 µm.

Ascus: Länge 65–91–106 µm, Breite 12–21–25 µm; Tholus mit stark divergierender nach oben offener amyloider Röhre vor stark blauem Hintergrund, "Hypnorum-Typ"; Tholushöhe 4,5–6,4–12 µm.

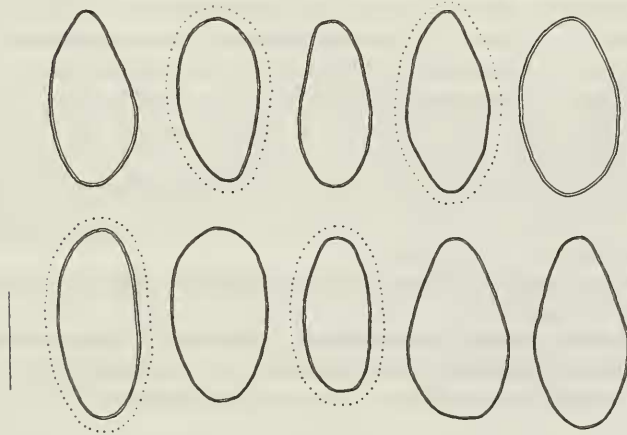
Sporen: ovoid bis ellipsoid, mit deutlich entwickeltem und lamellär geschichteten Perispor, das sehr häufig nur als diffus verlaufende Schicht wahrzunehmen ist, nicht warzig, Länge incl. Perispor (20) 21,7–23,6–26(30) µm, Breite incl. Perispor (9) 9,3–11,9–17,9(20) µm, Länge excl. Perispor (15) 17,6–20,7–25,7(29) µm, Breite excl. Perispor (6) 6,4–9,3–10,9(13) µm; Längen/Breitenindex 1,8–2,1–2,6; Stärke des Perispor 0,7–1,6–2,4 µm.

Pycniden: mäßig häufig, laminal angeordnet, einzeln oder in Gruppen stehend, rund bis sackartig geformt, halb eingesenkt, ungekammert; conidiogene Hyphen septiert, selten verzweigt oder verwachsend; Conidiogenese apikal und lateral; Conidien bacilliform, Länge 4–4,5–5 μm , Breite 1,3–1,4–1,5 μm .



a.

b.



c.

Abb. 16: *C. metzleri*: a. Reifer Ascus mit amyloid reagierender Außenwand und undeutlich begrenzter amyloider Röhre im Tholus "Hypnorum-Typ", nach Behandlung mit I, Meßstrich = 20 μm . b. Apikaler Bereich einzelner Paraphysen mit verdickten Endzellen. Die im Bereich des Epihymeniums ocker bis braun pigmentierte Hymenialgallerte ist angedeutet, nach K, Meßstrich = 20 μm . c. Sporen mit teils deutlich sichtbarem, teils nicht erkennbarem Perispor, in H_2O , Meßstrich = 10 μm .

Diskussion:

Die basale Reduzierung des Excipulums und die Einsenkung des Hypotheciums in das Substrat bewirken, daß der Rand flacher ist als das Hymenium und dem Substrat lappig aufliegt. Das verursacht ein merkwürdig unproportioniertes Aussehen des Excipulums bei Mikrotomschnitten der Apothecien (Abb. 2b).

Die blasig verdickten Endzellen der Excipularhyphen und der Paraphysen korrelieren bei *C. metzleri*. Diese Beziehung ist bei den anderen Arten nicht so deutlich oder gar nicht vorhanden. Die Sporen sind sehr variabel in der Größe und von einem dicken Perispor umgeben, das nur selten deutlich sichtbar ist. Die äußere Membran ist sehr zart und wird meistens bei der Präparation zerstört. Dann umgibt das Perispor die Spore mit einer diffusen Schicht und die Beurteilung ist damit sehr erschwert. Es kann dadurch zu Fehlinterpretationen kommen. Deshalb ist in diesem Punkt sehr sorgfältige Beobachtung erforderlich.

C. metzleri und *C. chondrodes* stehen einander sehr nahe. Beide Arten zeigen einen übereinstimmenden Bau des Excipulums mit der wirren Anordnung und der gerichteten Verzweigung der Excipularhyphen. Hinzu kommt die geringe Pigmentierung und das basal stark reduzierte Excipulum, bedingt durch die eingesenkten Hypothecien. Beide Arten verfügen über die gleiche, vom "Porpidia-Typ" leicht abweichende amyloide Tholusstruktur.

Verwechslungsmöglichkeiten:

Sarcogyne regularis und *Rinodina bischoffii* sind manchmal in trockenem Zustand habituell nicht von *Clauzadea metzleri* zu unterscheiden. Beide Arten sind bei genauerer Untersuchung durch ihre charakteristischen Sporen leicht von *C. metzleri* zu trennen.

Schad- und Regenerationsformen:

Das häufigste, aber recht unauffällige Schadbild dieser Art wird hervorgerufen durch die vollständige Abweidung der Apothecien. Das unpigmentierte Hypothecium bleibt dann breit pfropfartig im Substrat zurück und hebt sich farblich nur wenig von der Umgebung ab. Im Gegensatz zu *C. chondrodes* zeigt sich hier kein braun abgesetzter Punkt im Zentrum des Hypotheciums. Die Neigung zur Regeneration ist gering und charakteristische Formen fehlen.

Substrat/Ökologie/Soziologie:

C. metzleri ist eine calciphile Art, die weichen Kalkstein (Plattenkalk, Muschelkalk) als Substrat bevorzugt, wie bereits LETTAU (1954) bemerkt. Sie geht selten auf Dolomit über, ist nicht auf metamorphen Kalken wie Marmor und nicht auf anthropogenen Materialien zu finden. Die Art gedeiht an taufeuchten, lichtreichen Standorten auf bodennahen Schottersteinen in vollsonniger Lage auch in unmittelbarer Umgebung stark befahrener Straßen in Stadtnähe. Sie zeigt damit eine höhere Toleranz gegenüber Luftverschmutzung und Nährstoffeintrag als *C. chondrodes* und *C. immersa*. Sie gedeiht auch unter etwas weniger humiden Bedingungen und ist nicht auf ein besonderes Mikroklima angewiesen wie *C. chondrodes* und *C. immersa*. *C. metzleri* kommt nicht gemeinsam mit den anderen Arten der Gattung vor, obwohl auch *C. monticola* häufig an bodennahen Standorten zu finden ist. Die Tendenz zur Besiedelung von weichen Kalken bei *C. metzleri* und die stärkere Akzeptanz von Dolomit bei *C. monticola* scheinen hier die trennenden Faktoren zu sein.

Der Lebensraum dieser Art liegt im kollinen, submontanen und montanen Bereich. Mit zunehmender Höhe nimmt die Anzahl der Individuen rasch ab. Im hochmontanen Gürtel ist sie selten zu finden und fehlt gänzlich in der alpinen Zone.

Wie allgemein für *Clauzadea* charakteristisch, besteht auch hier eine enge soziologische Beziehung zu Arten der Gattungen *Caloplaca* und *Verrucaria*. Während Vergesellschaftungen mit Vertretern dieser beiden Gattungen in etwa gleich stark ausgeprägt ist, ist die Beziehung zu *Protoblastenia* vergleichsweise gering ausgebildet. *C. metzleri* zeigt damit ein ähnliches Muster wie *C. chondrodes*. Beide Arten bevorzugen weiche Kalke als Substrat,

während *C. monticola* und *C. immersa* eher über härteren Kalken wachsen und übereinstimmend eine wesentlich deutlichere Beziehung zu *Protoblastenia* spec. aufweisen.

Die Anzahl weiterer Begleitarten ist hier, verglichen mit den anderen *Clauzadea*-Arten eingeschränkt. Die Vergesellschaftung mit Blaualgenflechten ist gering und die Komponente der freilebenden Cyanobakterien fehlt ganz.

C. metzleri wird weder der Kalkflechtengesellschaft nährstoffarmer Felsen (ROUX 1981), noch der Gesellschaft nährstoffreicher Kalkfelsen (WIRTH 1980) zugerechnet.

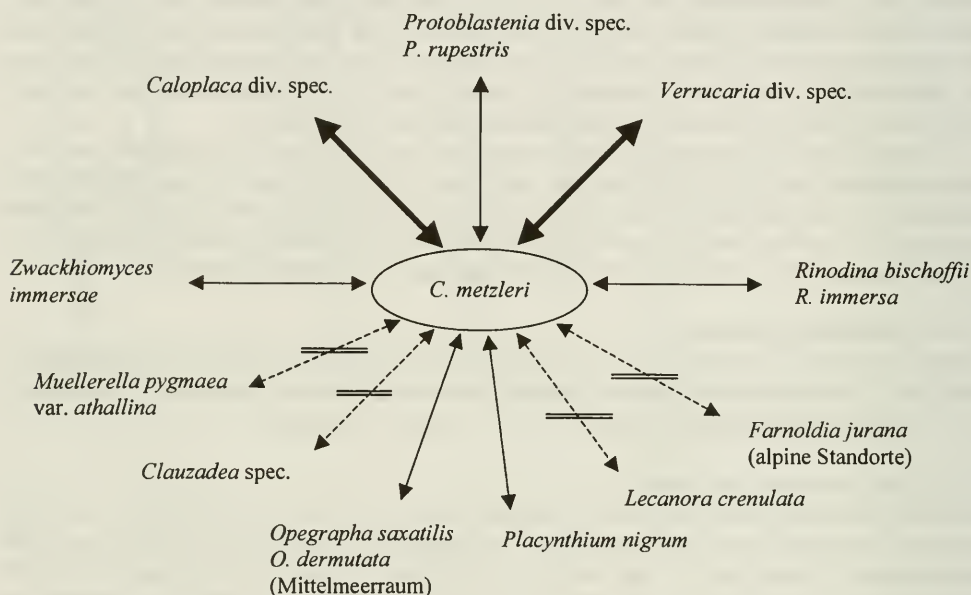


Abb. 17: Grafische Darstellung der wichtigsten Gattungen und Arten, die gemeinsam mit *C. metzleri* vorkommen. Die Stärke der Pfeile drückt die Häufigkeit des gemeinsamen Vorkommens aus. Außerdem wird die Beziehung der Arten der Gattung untereinander und zu spezifischen Begleitarten gezeigt. Besteht keine Beziehung, so ist der Pfeil durchgestrichen.

Verbreitung:

C. metzleri gehört zu den weniger häufig gesammelten Flechten. Das dokumentiert auch die geringe Anzahl an Exsikkaten, die verfügbar sind. Die auf Herbarbelegen basierende Verbreitungskarte ist daher mit besonderer Vorsicht zu interpretieren. Das Areal gleicht in weiten Teilen dem von *C. chondrodes* und *C. immersa* insofern, als auch diese beiden Arten nicht in der Arktis und der borealen Zone zu finden sind. Die wärmeliebende Art ist gleichmäßig im europäischen Tiefland verbreitet und zeigt einen Verbreitungsschwerpunkt im Gebiet des Muschelkalks der norddeutschen Mittelgebirge. Während meiner intensiven Sammelaktivitäten im Raum Südniedersachsen habe ich *C. metzleri* wiederholt gefunden. Das gleiche gilt auch für den angrenzenden Thüringer Wald, der in jüngerer Zeit von P. SCHOLZ (Halle) besammelt wurde. In den Alpen kommt sie nur vereinzelt vor. Die Ausdehnung des Areals in östlicher Richtung bleibt unklar, scheint aber im kontinentalen Bereich mit dem 20. Längengrad zu enden. Aus Finnland (VITIKAINEN et al. 1997) wird sie nicht gemeldet, ist aber in Lettland zu finden (RANDLANE & SAAG 1999). Eine Aufsammlung aus dem asiatischen Teil Rußlands, vom Baikalsee (ANDREEV et al. 1998) sollte überprüft werden.

Der Verbreitungsschwerpunkt im Mittelmeerraum, den die übrigen Arten der Gattung ganz deutlich aufweisen, ist bei *C. metzleri* nicht vergleichbar stark ausgeprägt. Als Vergleichswert dient mir die dalmatinische Küste, die zu den intensiv besammelten Gebieten zählt und bei den Untersuchungen mit nahezu 100 Belegen sehr gut repräsentiert war. Die Gattung ist mit

drei Arten (*C. monticola*, *C. chondrodes*, *C. immersa*) sehr gleichmäßig in dieser Region vertreten, während gleichzeitig von *C. metzleri* nur vereinzelte Nachweise vorliegen. Die übrigen Länder des Mittelmeerraumes sind nur punktuell in die Untersuchung eingegangen, die Datenlage ist spärlich. Es ist zu anzunehmen, daß *C. metzleri* in allen Ländern dieses Gebietes wächst, das Auffinden dieser unauffälligen Art jedoch durch das seltenere Vorkommen zusätzlich erschwert ist. Das zunächst außergewöhnlich erscheinende Vorkommen von *C. metzleri* auf Porto Santo, einer Insel in unmittelbarer Nähe von Madeira und auf Puerto Rico, steht bei genauer Betrachtung der klimatischen Verhältnisse in keinem Widerspruch zur beschriebenen Ökologie dieser Art. Die Witterung auf Porto Santo ist geprägt von einem Winterregenklima mit trockenen Sommermonaten, das den Verhältnissen in weiten Teilen der Iberischen Halbinsel gleicht. Auf Puerto Rico, als Insel der Großen Antillen, unterliegt das Klima großen Schwankungen. Es wird beeinflusst vom Nordost-Passat. Die Windexposition der Gebirge spielt hier eine entscheidende Rolle. Während auf der Nordseite tropisches Klima herrscht, wird die windabgewandte, südliche Seite der Insel der tropischen Sommerregenzone zugerechnet mit starkem Regen im Sommer und extremer Dürre im Winter bei gleichzeitig moderaten Temperaturen (WALTER et al. 1975). Die Lokalität des untersuchten Belegs, das Gebiet um Yaucu, wird auch vom Sammler als Wüstenregion beschrieben (FINK 1927). Es ist anzunehmen, daß das europäische Verbreitungsmuster dieser Art auch auf Nordamerika übertragbar ist, obwohl ich nur mit einem Beleg das Vorkommen dieser Art erstmals auch für diesen Kontinent belegen konnte.

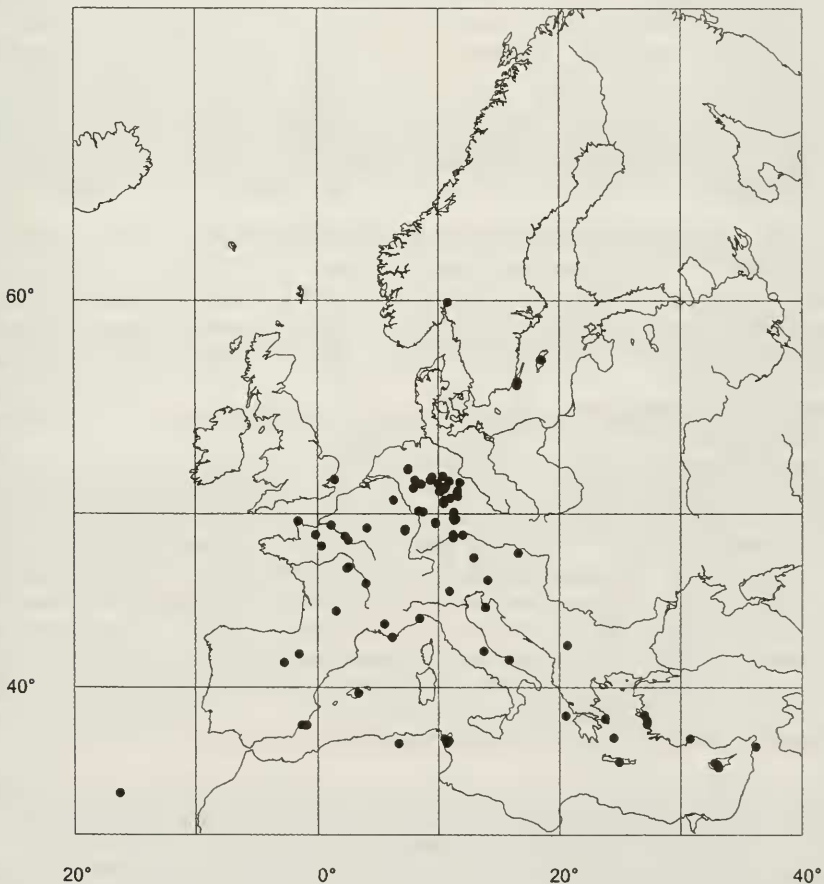


Abb. 18: Verbreitungskarte der untersuchten Belege von *Clauzadea metzleri* in Europa und Nordafrika.

Exsikkate:

ARNOLD, Lich. exs. 351 (M,W), 351b (H-Nyl, M, W); KÖRBER, Lich. sel. germ. 342 (GOET, H-Nyl, M). Das Exsikkat KÖRBER Lich. sel. germ. 342 ist uneinheitlich. Eine Probe aus W ist *Sarcogyne regularis*.

Untersuchte Belege:

Norwegen. Christiania (Oslo), Ulvöen, 59°57'N, 10°45'E, 31.7.1870, *Moe* (S).

Schweden. Götland: Lummelund, 57°30'N, 18°30'E, 1863, *Hellbom* (S). – Öland: Hulterstad par., 56°28'N, 16°31'E, 0–50 m, 28.7.1984, *Fröberg L432* (Herb. Fröberg).

Deutschland. Niedersachsen: Göttingen, Abzweig Faßberg und Bärenberg, 51°36'N, 9°56'E, 180 m, 8.11.1998, *Meyer* (M) – Nördl. Harzvorland, N-Hang des Kanstein-Burgberges, N Langelsheim, 51°57'N, 10°21'E, 220 m, 21.5.1961, *Ullrich 2494* (Nationalpark Hochharz). – Sachsen Anhalt: Saalkreis, Rothenburg, 51°38'N, 11°45'E, 120–140 m, 21.5.1993, *Huneck & Poelt* (GZU). – Nordrhein-Westfalen: Beckum, 51°45'N, 8°02'E, 120 m, IV.1863, *Lahm* (M). – Hessen: Seckbach bei Frankfurt, 50°07'N, 8°41'E, *Metzler* (S). – Thüringen: Jena, Mühlthal, 50°56'N, 11°35'E, 160 m, 28.4.1990, *Stordeur* (HAL). – Saarland: Gersheim, alter Steinbruch, 49°07'N, 7°11'E, 31.8.1979, *John 1609* (M). – Baden-Württemberg: Taubertal, Edelfingen, "Birken", 49°34'N, 9°43'E, 290 m, 12.2.1989, *Türk 0675* (LI). – Bayern: zwischen Streifling und Hohenmischenberg bei Pottenstein, 49°43'N, 11°20'E, 359 m, IX.1867, *Wagner* (M - Arnold, Lich. exs. 351) – Wasserzell bei Eichstätt, 48°54'N, 11°13'E, 388 m, IV. 1876, *Arnold* (W - Arnold, Lich. exs. 351b) – Berchtesgaden, Ramsau, Klausgraben, 47°40'N, 12°55'E, 1000 m, 9.12.1986, *Türk & Wunder* (M).

Frankreich. Manche: Cherbourg, 49°38'N, 1°37'W, 11 m, 1869, *Ripart* (M). – Seine Maritime: Ozival bei Rouen, 49°26'N, 1°05'E, 1869, *Malbranche* (M). – Calvados: ad Falaise, 48°54'N, 0°11'W, 1862, *de Brebisson* (M). – Essonne: Corbeil, 48°37'N, 2°29'E, 1896, *Boistel* (H-Nyl. 20839). – Hauts de Seine: Meudon, 48°49'N, 2°15'E, 28.3.1881, *Nylander* (H-Nyl. 20676). – Sarthe: Courgain, 48°17'N, 0°17'E, III.1906, *Monguillon* (H). – Cher: Bourges, 47°05'N, 2°23'E, *Ripart* (H-Nyl. 20677) – Brécly, 47°09'N, 2°32'E, 1869, *Ripart* (M). – Saonne et Loire: Chenay, 46°14'N, 3°57'E, 26.9.1869, *Malbranche* (M). – Vaucluse: Rustrel, 43°55'N, 5°29'E, 400 m, 23.8.1963, *Hertel* (M). – Dordogne: Lot, 44°40'N, 1°30'E, *Lamy* (W). – Var: Hyères, 43°07'N, 6°08'E, 1867, *Metzler* (M).

Österreich. Burgenland: Leithagebirge bei Donnerskirchen, 47°55'N, 16°35'E, 250 m, 9.5.1981, *Breuss 6702* (W).

Italien. Trentino-Alto Adige: Trento, Caudlo Arco, 45°48'N, 10°55'E, 1894, *Kernstock* (W). – Liguria: Savona, Spotorno, 44°13'N, 8°25'E, 24.5.1952, *Sbarbaro* (M). – Abruzzo: l'Aquila, Pagliare, 42°17'N, 13°45'E, 450 m, 6.4.1997, *Hertel* (M). – Puglia: Monte Gargano, 41°45'N, 15°49'E, 22.5.1972, *Wunder* (M).

Slowenien. Veldes, Hügel bei Zellach, 46°25'N, 14°05'E, *Steiner* (W).

Kroatien. Istrien: Pola, 44°52'N, 13°52'E, 1899, *Stockert* (W).

Serbien. Herzegowina: Krnjica, 42°39'N, 20°37'E, 1886, *Lojka* (W).

Spanien. Catalunya, Barcelona: Calaf, 41°44'N, 1°31'E, 26.4.1972, *Llimona* (BCC 2834). – Tarragona: Montsianès, Sant Charles de la Ràpita, 40°36'N, 0°31'E, 3–400 m, 25.7.1986, *Boqueras & Navarro-Rosinés* (BCC 10139). – Navarra: Tudela, Caparros, 42°05'N, 1°36'W, 350 m, 4.9.1972, *Llimona* (BCC 7865). – Murcia: Cartagena, 37°36'N, 0°56'W, 50 m, 27.2.1988, *Egea, Moreno & Alonso* (MUB 20235). – Balearen: Mallorca: Ostküste, Punta de Amer, S Cala Millor, 39°40'N, 3°20'E, 5–20 m, 12.4.1987, *Breuss 4733* (W).

Griechenland. Attika: Brauron, Vavroni, Vraona an der Ostküste, 38°00'N, 23°44'E, 5.4.1971, *Poelt* (GZU). – Korfu: Berg Herakli, 38°12'N, 20°30'E, 1912, *K.H. Rechinger* (W). – Milos: Mt. Prophet Elias, 36°45'N, 24°28'E, 1927, *K.H. Rechinger* (W).

Zypern. Pafos-Gebiet, 500 m SW Kloster Agios Neofytos, 35°03'N, 34°47'E, 11.2.1996, *Littersky* (GFU).

Türkei. Anatolien: Aydin, Samsun Dagi, S Davutlar, 37°40'N, 27°14'E, 850 m, 29.8.1988, *John 6213* (M). – Izmir: Ceyme-Halbinsel, 38°15'N, 27°00'E, 70 m, 8.4.1982, *John 5179* (M). – Antalya: westl. Kemer, 36°42'N, 30°45'E, 500 m, 21.3.1982, *John 3628* (M).

Tunesien. Straße Nabeul-Menzel-Temine, 2 km SW Korba, 36°34'N, 10°51'E, 8–20.4.1968, *Hertel* (M).

Porto Santo. Linhares, 32°59'N, 16°16'W, 16.3.1991, *Aptroot 275gn* (ABL).

USA. Missouri: Ozark County, Mark Twain National Forest, Service Road 147, 36°48'N, 92°43'W, 11.10.1997, *Buck 41397* (NY).

Dominikanische Republik. Monte Christi, El Morro de Monte Christi, 9°52'N, 71°39'W, 237 m, 8.1.1987, *Buck 13959* (NY).

Puerto Rico. Yauco, 18°02'N, 66°51'W 29.12.1915, *Fink* (W).

6.3. Aus *Clauzadea* auszuschließende Arten

6.3.1. "*Lecidea*" *advertens* Nyl.

Flora 49: 419 (1866). Typus: [England, Wales, Merioneth], Llyn Aran, Cader Idris [10.8.1866; W.A. LEIGHTON] (H-Nyl 14018 – Lectotypus; K in BM – Isolectotypus, hiermit bestimmt).

= *Lecidella carpathica* (Körber) Parerga lichenol. p. 212 (1861).

Anmerkung:

Für diese kaum bekannte calcicole Art, die als endemisch für Großbritannien galt, wurde eine Nähe zu *Clauzadea* diskutiert (PURVIS et al. 1992: 322). Nicht nur die Funde dieser Art vom locus classicus, sondern alle von LEIGHTON gesammelten Proben sind sehr schlecht entwickelt. Wesentliche Merkmale, wie beispielsweise die Tholusstruktur der Asci, sind nicht immer eindeutig zu ermitteln. Die Ergebnisse sollen trotz der Lückenhaftigkeit zu einer Beschreibung der Art genutzt werden. Es wird auf Mittelwerte verzichtet, da nur wenige Meßergebnisse vorliegen.

Beschreibung der Art:

Substrat: Kalkstein.

Thallus: krustig, epilithisch, teils großflächig als flache Areolen, teils punktuell dem Substrat aufsitzend, gelblich weiß aber weitgehend verfälscht durch einen dichten Belag von Cyanobakterien; Prothallus fehlend; Höhe < 1 mm; Tüpfelreaktionen C –; Photobiont coccale Grünalgen.

Apothecien: 0,2–0,3 mm im Durchmesser, einzeln oder in Gruppen, rund, sitzend; Basis stark verengt; Rand schwarz, dünn, bleibend, ohne Besonderheiten; Scheibe flach, matt, schwarz.

Excipulum: lateral und basal deutlich entwickelt, schwarzbraun mit gleichmäßiger Pigmentverteilung; laterale Breite 50–70 µm; basale Breite 45–60 µm; Excipularhyphen: Strukturen nicht erkennbar.

Hypothecium: schwarzbraun wie das Excipulum, beide Strukturen kaum voneinander abzugrenzen.

Hymenium: 82–100 µm hoch, entweder grün und nur im basalen Bereich farblos oder trüb farblos mit gelblicher Einstrahlung vom Hypothecium ausgehend; Epihymenium entweder leuchtend grün und weit ins Hymenium einstrahlend oder nur apikal bläulich grau mit einzelnen grünen Bereichen; Subhymenium nicht abgrenzbar.

Paraphysen: dünn; apikal nicht verdickt.

Ascus: keine reifen, intakten Asci zu finden.

Sporen: einzellig, farblos; ellipsoid, Länge 12–15 µm, Breite 5–7 µm.

Pycniden: fehlen.

Chemie: nicht untersucht.

Diskussion:

Apothecien mit lebhaft grünen Hymenien und solche mit farblosen Hymenien wurden in engem Kontakt miteinander wachsend gefunden und als junge und alte Apothecien einer Art interpretiert. Jedoch war bei weiteren Untersuchungen zu erkennen, daß junge Apothecien mit grünen Hymenien auch aus dem Hypothecium des "alten Apotheciums" hervorkommen und in das scheinbar intakte Hymenium hineinwachsen. Diese Wuchsform läßt an eine Wirt/

Parasit Beziehung denken. Nur ist bei der Datenlage die Intensität der Pigmentierung der einzige, erkennbare Unterschied und erscheint nicht ausreichend, diese These zu untermauern. Andererseits sind junge, aus dem Hypothecium hervorgehende Apothecien nur als Regenerationsformen nach vorangegangener Schädigung des Hymeniums bekannt. Eine Schädigung, wie sie beispielsweise von Invertebraten hervorgerufen wird, ist im vorliegenden Falle nicht erkennbar.

Die sehr kümmerliche Entwicklung der Proben, die wenigen und weitgehend geschädigten Apothecien ließen sehr bald Zweifel an der Eigenständigkeit dieser Art aufkommen. Die Vermutung, daß es sich hier nur um die Schadform einer bekannten Art handelt, fand bald Bestätigung. Die Pigmentierung des Epihymeniums und die Daten der Sporen ließen rasch an eine Nähe zu *Lecidella* denken. In dieser Gattung ist die beschriebene Wuchsform der Apothecien als Regenerationsform vom Typus der *Lecidea polyantha* Taylor ex Leighton = *Lecidella asema* (Nyl.) Hertel & Knoph bekannt (COPPINS in litt.). Offensichtlich wird bei den vorliegenden Proben die Regeneration, bei scheinbar intakten Hymenien, bereits angeregt durch eine Verschlechterung der Lebensbedingungen, hervorgerufen durch einen dichten Belag der Flechte mit Cyanobakterien.

Untersuchte Belege:

Großbritannien. Cwm Bochlwyd, 30.5.1871, *W.A. Leighton* (BM). – Cwm Idwall, V.1871, *W.A. Leighton* (BM). – Merionethshire (V.C. 48): Llyn Aran, Cader Idris, 52°42'N, 3°54'W (K in BM Isolectotypus).

6.3.2. "*Lecidea*" *ahlesii* (Körb.) Nyl.

Flora 55: 356 (1872) = *Biatora ahlesii* Körb., *Parerga lichenol.* p. 161 (1860). Typus: [Deutschland; Baden-Württemberg] "in sylvis montanus p[rope]. Heidelberg; 1852; [W.] ZWACKH" (H-Nyl. 20416) – Neotypus, hiermit bestimmt).

= *Lecidea delincta* Nyl., Flora 55: 356 (1872). Typus: [Finnland; Tavastia Australis] Kuhmois; 1866; J.P. NORRLIN 362 (H-Nyl 20423 – Lectotypus, hiermit bestimmt) (H – Isolectotypus, hiermit bestimmt), (H-Nyl 20422 – Syntypus, hiermit bestimmt).

= *Lecidea valentior* Nyl., Flora 60: 229 (1877). Typus: "Hibernia [Irland, Galway], Bois du Lough Inagh; 1876; [C.] LARBALESTIER" (H-Nyl 20822 – Lectotypus, hiermit bestimmt), (BM – 3 Isolectotypen, hiermit bestimmt).

Anmerkungen:

Biatora ahlesii des Exsikkats HEPP, Die Flechten Europas no. 732, wurde nicht 1860 (ZAHLEBRUCKNER 1925: 731), sondern erst 1867 verteilt (SAYRE 1969: 133). Leider ging die Ausleihe aus Leiden mit den Aufsammlungen aus dem Typenherbar KÖRBERs auf dem Postweg verloren, deshalb mußte ein Neotypus bestimmt werden.

Die Art wurde in jüngerer Zeit als neu für Nordamerika gemeldet (HARRIS 1995).

BRODO (1995) erwähnt für diese Art auch Holz als Substrat. Diese Aufsammlung: Kanada; Moresby Island, Skidegate Lake; 53,06N, 131,57W; on bridge (hard lignum) Brodo 17249 ist nicht "*L.*" *ahlesii*, sondern *Porpidia macrocarpa*.

Literatur:

ARNOLD (1870 p. 3); BRODO (1995: 153); FRIES (1874: 439); HARRIS (1995); JØRGENSEN (1996); PURVIS et al. (1992: 323).

Beschreibung der Art:

Thallus: krustig; sehr flach, glatt, sehr selten uneben, in trockenem Zustand rimos, in angefeuchtetem Zustand geschlossene glatte Schicht, in Ausnahmen glänzend, beige, braun, grau oder olivbraun; Höhe < 1 mm; Prothallus fehlend; Photobiont: coccale Grünalgen.

Apothecien: 0,2–0,6–1,2 mm im Durchmesser, einzeln stehend, rund, sitzend; Basis stark verengt; Rand meist braun, selten schwarz, bleibend oder verdrängt, jung prominent, alt kaum wahrnehmbar, matt, keine Besonderheiten; Scheibe flach, selten leicht konvex, matt, nicht pruinös, in trockenem Zustand braun, selten schwarz, in angefeuchtetem Zustand bleibend hellbraun oder kurz hellbraun und dann rasch schwarz werdend.

Excipulum: mittelbraun (Superba-Braun), zeitweilig im äußeren Drittel, jedoch nicht im Bereich der Randzellen mit Grün (Bagliettoana-Grün) vermischt und dadurch schmutzig wirkend, mit von innen nach außen abnehmender Pigmentierung, basal stärker als lateral entwickelt; laterale Breite 48–68–90 µm; basale Breite 50–88–120 µm; Excipularhyphen randlich parallel radiär angeordnet, im Innenbereich verzweigt und anastomisierend; Randzellen gering pigmentiert und schwach verdickt; apikale Zellen Länge 4–5,4–9 µm, Breite 2,0–3,3–5 µm; subapikale Zellen Länge 3,5–6,4–14 µm, Breite 1–2,2–3 µm; Granula vom Typ Hypnorum-Blau können vorkommen.

Hypothecium: hellbraun, schwächer pigmentiert als das Excipulum, sehr häufig mit sehr unterschiedlichen Mengen Granula vom Typ Hypnorum-Blau durchsetzt (dann kann das Hypothecium dunkler pigmentiert erscheinen als das Excipulum), seltener ist das Braun mit nicht granulärem Grün (Bagliettoana-Grün) durchmischt ähnlich wie beim Excipulum.

Hymenium: 52,5–71–90 µm hoch, unpigmentiert; Granula vom Typ Hypnorum-Blau kommen selten vor; Epihymenium gering pigmentiert im Bereich der Apikalzellen, ocker, selten mit einem schmutzigen Grün vermischt; Subhymenium nicht abgrenzbar.

Paraphysen: nicht moniliform; gering anastomisierend und verzweigt; apikale Zellen unverdickt bis schwach verdickt, Länge 3–5,3–8 µm, Breite 2–2,3–3,2 µm; subapikale Zellen Länge 2,5–7,2–11,2, Breite 1–1,4–2,5 µm.

Ascus: leicht keulig, Länge 45–59–85 µm, Breite 8–12–15 µm; Okularkammer nicht erkennbar; Tholus mit stark divergierender nach oben offener amyloider Röhre vor einem kräftig blauen Hintergrund "Hypnorum-Typ"; Tholushöhe 2,5–4,9–8 µm.

Sporen: unseptiert, unpigmentiert, ellipsoid bis schmal ellipsoid, nicht warzig, mit nicht meßbar entwickeltem Perispor, Länge 10–13,3–17,8 µm, Breite 4,8–6,3–9 µm; Längen/Breitenindex 2,20.

Pycniden: nicht beobachtet.

Chemie: keine sekundären Flechtenstoffe mit TLC feststellbar.

Substrat: Sandstein mit leichter Kalkimprägnierung oder kalkfreies Gestein.

Ökologie: In Europa kommt diese Art nur nördlich des Alpenhauptkammes vor und ist an feuchten, leicht beschatteten Standorten bis in die hochmontane Stufe zu finden. JØRGENSEN (1996) stuft sie als subozeanisch ein.

Diskussion:

Die Grundpigmentierung dieser Art ist konstant mittelbraun (Superba-Braun). Durch Beimischung eines grünen Pigments (Bagliettoana-Grün) und dunkler Granula (Hypnorum-Blau) ergibt sich eine hohe Variabilität und, wie häufig bei Mischpigmenten ist es nicht leicht, diese exakt voneinander zu unterscheiden. Es besteht eine hohe Wahrscheinlichkeit, daß diese beiden additiven Pigmente zur gleichen Substanzklasse gehören, möglicherweise sogar identisch sind und konzentrationsabhängig granulär oder diffus verteilt vorliegen können.

Die hohe Variabilität dieser Art, hervorgerufen durch die unterschiedliche Pigmentierung ist wohl die Ursache für die mehrfache Neubeschreibungen dieser unscheinbaren und selten gesammelten Art. Bereits früh tauchen Vermutungen verschiedener Autoren über eine mögliche Verwandtschaft dieser Arten auf. So bezeichnet NYLANDER (1877) "*L.* *valentior*" als Unterart der "*L.* *sanguineoatra*". "*L.* *delincta*" wird gleich in die Nähe der "*L.* *ahlesii*" gestellt (NYLANDER 1872). Als *Biatora ahlesii* wird diese Art von ARNOLD (1870) in den Kreis der "Biatoren mit dunkelbraunem Hypothecium und einem mehr oder weniger deutlich gelben, öfters farblosen, aber niemals blaugrünem Epithecium" gestellt, gemeinsam mit "*L.* *fuscus*", "*L.* *berengeriana*", "*L.* *sanguineoatra*" und "*L.* *atrofusca*".

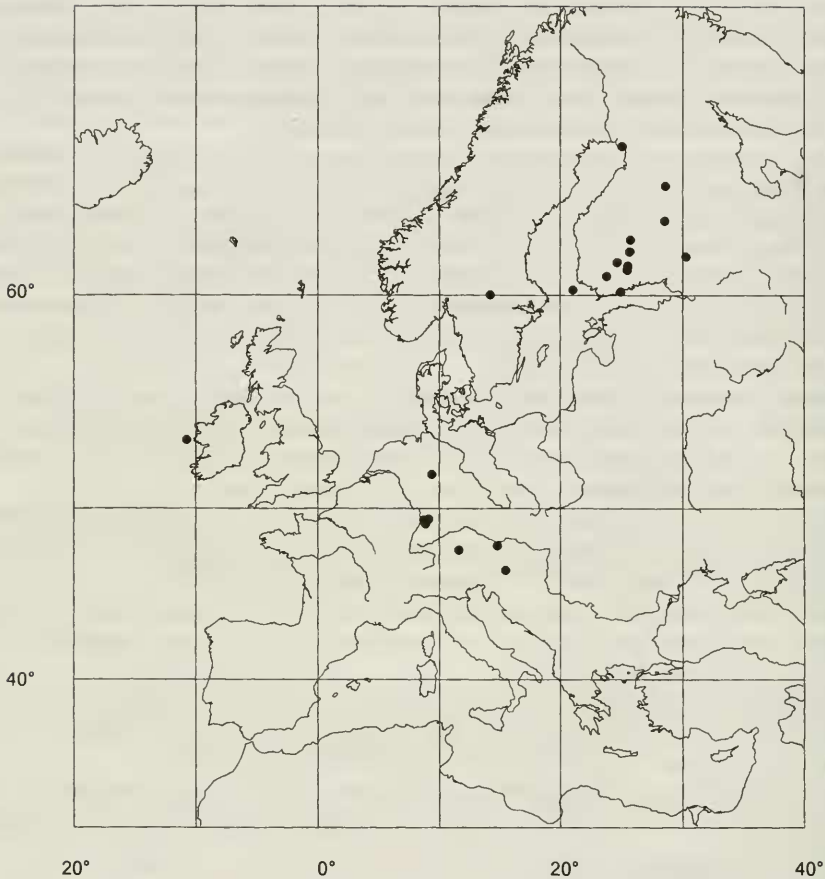


Abb. 19: Verbreitungskarte der untersuchten Belege von "*Lecidea*" *ahlesii* in Europa.

Exsikkate: HEPP, Flecht. Europ. 732 (M).

Untersuchte Belege:

Irland. Galway (V.C. 16): Lough Inagh, 53°31'N, 10°45'W, 1876, *C. Larbalestier* (K in BM).

Finnland. Ostrobothnia ouluensis: Kivalot, Alapemikka, 65°39'N, 25°01'E, 18.7.1951, *V. Räsänen* (H). – Ostrobothnia australis: Kivellä, N. Nygändin, 64°15'N, 28°35'E, 5.6.1946 (Turku). – Tavastia borealis: Jyväskylä, 62°14'N, 25°44'E, Kivellä niitulla, 1874, *E. Lang* (TUR-Vain 23466). – Savonia borealis: Kaavi, Kortteinen, 62°58'N, 28°30'E, 12.7.1945, *V. Räsänen* (H). – Tavastia australis: Tammela, Kuivajaru, 1869, *H.A. Kullhem* (H). – Alandia: 60°15'N, 21°00'E, 1893, *W. Nylander* (H). – Nylandia: Helsinki, Tali, 60°10'N, 24°56'E, Kalliolla joen rannalla, 1874 (TUR-Vain 34021).

Schweden. Värmland: Rämnen, 60°2'N, 14°11'E, 1868, *J. Lagergren* (M).

Deutschland. Nordrhein-Westfalen: Höxter, Rothe Grund, 51°47'N, 9°22'E, III.1877, *K. Beckhaus* (H). – Bayern: Westseite des Blombergs bei Bad Tölz, 47°45'N, 11°34'E, 5.9.1880, *F. Arnold* (M). – Baden Württemberg: Odenwald, Höllgrund bei der Grünmühle, 49°27'N, 9°05'E, 300 m, 2.9.1951, *O. Behr* (M).

Schweiz. [ohne Lokalität] *P. Hepp* (M - Hepp, Flecht. Europ. 732).

Österreich. Niederösterreich: Sonntagberg, 47°59'N, 14°45'E, 15.9.1890, *P. Strasser* (W). – Steiermark: Poßruck-Gebirge, Heilig-Geist-Klamm S Leutschach, 46°37'N, 15°27'E, feuchter Schluchtwald, 420–500m, 15.8.1993, *J. Poelt* (GZU).

Kanada. British Columbia: Queen Charlotte Islands, Moresby Island, 14.7.1988, *I.M. Brodo* 26661 (CANL). – Kingston: Eight Acre Island, Lake Opinicon, 16.6.1968, *P.Y. Wong* 456 (CANL). – Ontario:

Glengary County, 45°7'N, 75°41'W, 10.6.1975, *P.Y. Wong 1785* (CANL). – Quebec: Comté Montmorency, Lac Beauport, 26.10.1974, *I.M. Brodo 20626* (CANL).

USA. Wisconsin: Ashland County, Copper Falls, State Park, 46°22'N, 90°38'W, 20.8.1965, *I.M. Brodo 5695* (CANL).

Eine vollständige Liste aller untersuchten Belege ist bei der Autorin erhältlich.

7. Literatur

- ACHARIUS, E. 1803: Methodus qua omnes detectos lichenes secundum organa carpomorpha ad genera, species et varietates redigere atque observationibus illustratae. Stockholm.
- 1808: Förteckning på de i Sverige växande arter af lafvarna familj. – Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. 228–237.
- ANDREEV, M.P., KOTLOV, Yu.V., MAKAROVA, I.I. 1998: Handbook of the lichens of Russia. Russian Academy of Sciences 7: 1–166.
- ARNOLD, F. 1858: Die Lichenen des fränkischen Jura. – Flora 41: 473–486.
- 1884: Die Lichenen des fränkischen Jura. – Flora 67: 227–258.
- 1868: Lichenologische Fragmente. IV. – Flora 51: 34–41.
- 1870: Lichenologische Fragmente. VI. – Flora 53: 1–10.
- 1880: Lichenologische Fragmente. XXIII. – Flora 63: 563–573.
- 1882: Lichenologische Fragmente XXVII. – Flora 65: 403–410.
- AWASTHI, D.D. 1991: A key to the Microlichens of India, Nepal and Sri Lanka. – Biblioth. Lichenol. 40: 1–337.
- BACHMANN, E. 1890: Über nicht krystallisierte Flechtenstoffe, ein Beitrag zur Chemie und Anatomie der Flechten. – Jahrb. Wiss. Bot. 21: 1–275.
- BAGLIETTO, F. 1857: Enumerazione dei licheni di Liguria. – Mem. Reale Accad. Sci. Torino ser. 2, 17: 1–444.
- BARAL, H.O. 1987: Lugol's solution/IKI versus Melzer's reagent: hemiamyloidity, a universal feature of the ascus wall. – Mycotaxon 29: 399–450.
- BECK, A., FRIEDL, T. & RAMBOLD, G. 1998: Selectivity of photobiont choice in a defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies. – New Phytol. 139: 709–720.
- BELLEMÈRE, A. & LETROUIT-GALINOU, M.A. 1987: Developement and differentiation of the lichen asci including dehiscence and sporogenesis. – In: PEVELING, E. (ed.): Progress and problems in lichenology in the eighties. – Biblioth. Lichenol. 25: 137–161.
- 1988: Asci, ascospores and ascomata. – In: GALUN, M., (ed.): CRC Handbook of lichenology 1: 161–179. Boca Raton.
- BORGEMEISTER, B. 1988: Beiträge zur Waldgeschichte Niedersachsens anhand der Beispiele Göttingen und Hannover 14.–18. Jahrhundert. – Magisterarbeit, Historische Philologische Wissenschaft, Universität Göttingen.
- BOULY DE LESDAIN, M. 1954: Notes Lichénologiques XXXIX. – Bull. Soc. Bot. France 101(5–6): 218–226.
- BRIDSON, G.D.R., & SMITH, E.R. (eds.) 1991: Botanico-Periodicum-Huntianum/Supplement. Pittsburgh.
- BRITTEN, J. 1922: Friedrich Ehrhart and his Exsiccatae. – J. Bot. 60: 318–327.
- BRITTON, N.L. & MILLSPAUGH, C.F. 1920: The Bahama Flora. New York.
- BRODO, I.M. 1995: Lichens and lichenicolous fungi of the Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. – Mycotaxon 56: 135–173.
- BRODO, I.M. & HERTEL, H. 1987: The lichen genus *Amygdalaria* (Porpidiaceae) in North America. – Herzogia 7: 493–521.

- BRUMMITT, R.K. & POWELL, C.E. 1992: Authors of plant names. Kew.
- BUSCHBOM, J. & LUTZONI, F. 2000: A molecular phylogeny of the genus *Porpidia* Porpidiaceae, Ascomycotina. – The Fourth IAL Symposium. Book of Abstracts. – Universitat de Barcelona. [Poster P0117].
- CANDOLLE, A.P. DE 1805: Flore française, (ed.) 3, vol. II. Paris.
- CHOISY, M. 1951: Catalogue des lichens de la région lyonnaise. Classification phylétique. – Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 20: 199–214.
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. 1985: Likenoj de okcidenta Europo. Illustrita de terminilibro. – Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, n. s., Num. spéc. 7: 1–893.
- COPPINS, B.J. 1983: A taxonomic study of the lichen genus *Micarea* in Europe. – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Bot. 112: 17–214.
- COPPINS, B.J., JAMES, P.W., & HAWKSWORTH, D.L. 1992: New species and combinations in the lichen flora of Great Britain and Ireland. – Lichenologist 24(4): 351–369.
- CULBERSON, C.F. & AMMANN, K. 1979: Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. – Herzogia 5: 1–24.
- EGEA, J.M. 1996: Lichen checklist of Morocco. – Boconea 6: 19–114.
- EL-OQLAH, A.A., HAWKSWORTH D.L. & LAHAM, J.N. 1986: Addition to the lichen flora of Jordan. – Candollea 41: 69–73.
- ESSLINGER, T.L. 1997: A cumulative checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University. <http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/chcklst/chcklst7.htm>.
- ERICHSEN, C.F.E. 1940: Lichenologische Beiträge III. – Ann. Mycol. 38: 303–331.
- ERIKSSON, D. 1981: The families of the bitunicate Ascomycetes. – Opera Bot. 60: 1–220.
- FEUERER, T. 1991: Revision der europäischen Arten der Flechtengattung *Rhizocarpon* mit nichtgelbem Lager und vielzelligen Sporen. – Biblioth. Lichenol. 39: 1–218.
- FINK, B. 1927: New species of lichens of Porto Rico I. Graphidaceae. – Mycologia 19: 206–221.
- FRIEDL, T. 1996: Systematik und Phylogenie terrestrischer Grünalgen unter besonderer Berücksichtigung von Flechtenalgen: molekulare und morphologische Merkmalsanalyse. – Habilitationsschrift für das Fach Botanik. Universität Bayreuth.
- FRIES, Th.M. 1874: Lichenographia Scandinavica. Pars 2. Uppsala.
- FRÖBERG, L. 1989: The calcicolous lichens of the Great Alvar of Öland, Sweden. – Institutionen för Systematisk Botanik, Lund.
- GALUN, M. & MUKHTAR, A. 1996: Checklist of the lichens of Israel. – Boconea 6: 149–171.
- GIRALT, M., van den BOOM, P., MATZER, M. 1997: The Lichen Genus *Rinodina* in Belgium, Luxembourg and the Netherlands. – Mycotaxon 61: 103–151.
- GOLUBIC, ST., FRIEDMANN, I. & SCHNEIDER, J. 1981: The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms. – J. Sediment. Petrol. 512: 475–478.
- HAFFELLNER, J. 1984: Studien in Richtung einer natürlichen Gliederung der Sammelfamilien Lecanoraceae und Lecideaceae. – Beih. Nova Hedwigia 79: 241–371.
- 1989: Die europäischen Mycobilimbia-Arten – eine Übersicht lichenisierte Ascomycetes, Lecanorales. – Herzogia 8: 53–59.
- 1994: Beiträge zu einem Prodrömus der lichenicolen Pilze Österreichs und angrenzender Gebiete. I. Über einige neue und seltene Arten. – Herzogia 10: 1–28.
- HARMAND, J. 1898: Catalogue descriptif des lichens observés dans la Lorraine. – Bull. Soc. Sci.-Nancy sér. 2, 33: 33–121.
- HARRIS, R. C. 1995: New or rare lichens/lichenicolous fungi for North America. – Evansia 12: 4.
- HAUCK, M. 1996: Die Flechten Niedersachsens. – Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen 36: 1–208.

- HAWKSWORTH, D.L. 1979: The lichenicolous Hyphomycetes. – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Bot. 63: 183–300.
- 1988: Pycniden, Conidiogenesis and Conidia. – In: GALUN, M. (ed.): CRC Handbook of Lichenology. Boca Raton.
- HAZSLINSKY VON HAZSLIN, F.A., 1884. A Magyar birodalom zuzmó-flórája. Budapest.
- HENSSEN, A. & JAHNS, H.M. 1974: Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde. Stuttgart.
- HEPP, P. 1857 Abbildungen und Beschreibungen der Sporen zum V. VI. VII. und VIII. Band der Flechten Europas II. Zürich.
- HERTEL, H. 1967: Revision einiger calciphiler Formenkreise der Flechtengattung *Lecidea*. – Beih. Nova Hedwigia 24: 1–155.
- 1973: Beiträge zur Kenntnis der Flechtenfamilie Lecideaceae V. – Herzogia 2: 479–515.
- 1977a: Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* Lichenes aus Zentral-Ost- und Südasien. – Khumbu Himal 63: 145–378.
- 1977: *Lecidea* in der Arktis. I. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 13: 337–352.
- 1984: Über saxicole, lecideoide Flechten der Subantarktis. – Beih. Nova Hedwigia 79: 399–499.
- 1991: *Lecidea* in der Arktis. III. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 30: 297–333.
- & RAMBOLD, G. 1988: Cephalodiate Arten der Gattung *Lecidea* sensu lato *Ascomycetes* lichenisati. – Pl. Syst. Evol. 158: 289–312.
- HILDRETH, K.C. & AHMADJIAN, V. 1981: A study of *Trebouxia* and *Pseudotreboxia* isolates from different lichens. – Lichenologist 13(1): 65–86.
- HOFFMANN, G.F. 1790: Descriptio et adumbratio plantarum e classe cryptogamica Linnaei quae lichenes dicuntur. Leipzig.
- 1796: Deutschlands Flora oder Botanisches Taschenbuch für das Jahr 1795: Cryptogamie. Erlangen.
- 1825: Herbarium vivum. Moskau.
- HOLMGREN, P.K., HOLMGREN, N.H. & BARNETT, L.C. 1990: Index Herbariorum Part I: The Herbaria of the world. Regnum Vegetabile vol. 120, Bronx.
- HUDSON, W. 1762: (ed.) Flora anglica. London.
- HUE, A.M. 1896: Lichens d'Aix-les-Bains. – J. Bot. Morot 6: 93–98.
- JOHN, V. 1996: Preliminary catalogue of lichenized and lichenicolous fungi of Mediterranean Turkey. – Boconea 6: 173–216.
- JØRGENSEN, P.M. 1996: The oceanic element in the Scandinavian lichen flora revisited. – Symb. Bot. Upsal. 31(3): 297–317.
- KILIAS, H. 1981: Revision gesteinsbewohnender Sippen der Flechtengattung *Catillaria* Massal. in Europa (Lecanorales, Lecideaceae). – Herzogia 5: 209–448.
- KIRK, P.M., CANNON, P.F., DAVID, J.C. & STALPERS, J.A. 2001: Dictionary of the Fungi. 9th Edition. 1–655. Egham.
- KONDRATYUK, S., NAVROTSKAYA, I., KHODOSOVTSSEV, A. & SOLONINA, O. 1996: Checklist of Ukrainian lichens. – Boconea 6: 217–294.
- KÖRBER, G.W. 1855: Systema lichenum Germaniae. Lieferung 4. Breslau.
- 1860: Parerga lichenologica. Lieferung 2. Breslau.
- 1861: Parerga lichenologica. Lieferung 3. Breslau.
- KREMPELHUBER, A. von 1861: Die Lichenen-Flora Bayerns. – Denkschr. Königl.-Baier. Bot. Ges. Regensburgs 4: 1–317.
- LAWRENCE, G.H.M., BUCHHEIM, A.F.G., DANIELS, G.S. & DOLEZAL, H. (eds.) 1968: B-P-H. Botanico-Periodicum-Huntianum. Pittsburgh.
- LEIGHTON, W.A. 1871: The lichen-flora of Great Britain, Ireland and the Channel Islands 1. Edition. Shrewsbury.
- LETTAU, G. 1954: Flechten aus Mitteleuropa. IX. – Feddes Repert. 56: 172–278.

- LETROUIT-GALINOÛ, M.A. 1968: The apothecia of the discolichens. – *Bryologist* 71: 297–327.
- MAGNUSSON, A.H. 1946: Lichens from Lycksele Lappmark and adjacent part of Norway. – *Ark. Bot.* 33A 1: 1–146.
- MALBRANCHE, A.F. 1869: Lichens de la Normandie. – *Bull. Soc. Amis Sci. Nat., Rouen* 5: 248–322.
- 1881: Supplément au catalogue descriptif des lichens de la Normandie. – *Bull. Soc. Amis Sci. Nat., Rouen* 17: 81–144.
- MARBACH, B. 2000: Corticole und lignicole Arten der Flechtengattung *Buellia* sensu lato in den Subtropen und Tropen. – *Biblioth. Lichenol.* 74: 1–384.
- MASSALONGO, A.B. 1852: Ricerche sull' autonomia dei licheni crostosi. Verona.
- 1854: *Geneacaena lichenum*. Verona.
- 1855: *Symmicta lichenum novorum vel minus cognitorum*. Verona.
- MEYER, B. & PRINTZEN, Ch. 2000: Proposal for a standardized nomenclature and characterization of insoluble lichen pigments. – *Lichenologist* 32(6): 571–583.
- MINTER, D.W. & CANNON, P.F. 1984: Ascospore discharge in some members of the Rhytismataceae. – *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 83: 65–92.
- MÜLLER-ARGOVIENSIS, J. 1872: Lichenum species et varietates novae. – *Flora* 55: 481–489.
- NAVARRO-ROSINÉS, P. 1992: Els líquens i els fongs lichenícoles dels substrats carbonats de Catalunya meridional. – *Tesi doctoral, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona*.
- NIMIS, P.L. 1993: The lichens of Italy. An annotated catalogue. – *Torino Mus. Reg. Sci. Nat. Monogr.* 12: 1–897.
- NORDIN, A. 1997: Ascospore characters in Physciaceae: an ultrastructural study. – *Symb. Bot. Upsal.* 32 1: 195–208.
- NORMAN, J.M. 1868: *Specialia loca natalia*. – *Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 5: 213–378.
- NYLANDER, W. 1853: *Animadversiones circa lichenes quosdam scandinavicos*. – *Bot. Not.* 179–185.
- 1857: *Die Flechten Europa's von Phillip Hepp. Fasc. V–VIII*. – *Flora* 40: 538–543.
- 1861: *Lichenes scandinavicae*. Helsinki.
- 1862: *De Lecideis quibusdam europaeis observationes*. – *Flora* 45: 463–464.
- 1866: *Quaedam addenda ad nova criteria chemica in studio lichenum*. – *Flora* 49: 233–234.
- 1872: *Addenda nova ad lichenographiam europaeam* 14. – *Flora* 55: 353–365.
- 1877: *Addenda nova ad lichenographiam europaeam* 27. – *Flora* 60: 220–233.
- OXNER, A.M. 1968: *Flora lisajnikiv Ukraini* 2/1: 1–147. Kiev.
- 1993: *Flora lisajnikiv Ukraini* 2/2: 1–450. Kiev.
- OTT, S. & JAHNS, M. 1999: Flechten auf Blockhalden – eine Übersicht über besiedelungsrelevante Faktoren. – *Decheniana Beih.* 37: 85–91.
- OZENDA, P. & CLAUZADE, G. 1970: *Les lichens. Étude biologique et flore illustrée*. Paris.
- POELT, J. 1969: *Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten*. J. Cramer, Lehre.
- 1973: Systematic evaluation of morphological characters. – In: AHMADJIAN, Y. & HALE, M.E. (eds.): *The lichens*. New York.
- POELT, J. 1980: Eine diözische Flechte. – *Pl. Syst. Evol.* 135: 81–87.
- PURVIS, O.W., COPPINS, B.J., HAWKSWORTH, D.L., JAMES, P.W. & MOORE, D.M. 1992: *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. London.
- RÄSÄNEN, V. 1939: Die Flechtenflora der nördlichen Küstengegend am Laatokka-See. – *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 121: 1–240.
- RAMBOLD, G. 1889: A monograph of the saxicolous lecideoid Lichens of Australia excl. Tasmania. – *Biblioth. Lichenol.* 34: 1–345.
- 1995: Observations on hyphal, ascus and ascospore wall characters in Lecanorales s. l. – *Crypt. Bot.* 5: 111–119.

- FRIEDL, T. & BECK, A. 1998: Photobionts in lichens: possible indicators of phylogenetic relationships? – *Bryologist* 10(13): 392–397.
- HERTEL, H. & TRIEBEL, D. 1990: *Koerberiella wimmeriana* Lecanorales, Porpidiaceae and its lichenicolous fungi. – *Lichenologist* 22(3): 225–240.
- & TRIEBEL, D. 1992: The inter-lecanoralean associations. – *Biblioth. Lichenol.* 48: 1–201.
- RANDLANE, T. & SAAG, A. 1999: Second checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia. – *Folia Cryptog. Estonica* 35: 1–132.
- RECHINGER, K. 1915: Beiträge zur Kryptogamenflora der Insel Korfu II. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 65: 184–207.
- RECHINGER, K.H. 1943: Flora Aegaea. – *Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. Denkschr.* 105: 1–923.
- RENOBALES, G. 1996: Contribucion al conocimiento de los liquenes calcícolas del occidente de Vizcaya y parte oriental de Cantabria N-España. – *Guineana* 2: 1–310.
- ROUX, C. 1978: Complément à l'étude écologique et phytosociologique des peuplements lichéniques saxicoles-calcicoles du sud-est de la France. – *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* 38: 65–186.
- 1981: Étude écologique et phytosociologique des peuplements des lichéniques saxicoles-calcicoles du sud-est de la France. – *Biblioth. Lichenol.* 15: 1–557.
- SANTESSON, R. 1993: The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund.
- SATO, M. 1965: *Catalogus lichenum Japonicorum*. (ed.) 2: 1–56. Japan.
- SAYRE, G. 1969: *Cryptogamae exsiccatae* – An annotated bibliography of published exsiccatae of algae, lichenes, hepaticae and musci. – *Mem. New York Bot. Gard.* 191: 1–174.
- SCHAEFER, L.E. 1833: *Lichenum helveticorum spicilegium*, sec. 4 et 5. Bern.
- SCHEIDEgger, C. 1993: A revision of European saxicolous species of the genus *Buellia* de Not. and formerly included genera. – *Lichenologist* 25(4): 315–364.
- SCHWAB, A.J. 1986: Rostfarbene Arten der Sammelgattung *Lecidea* (Lecanorales) Revision der Arten Mittel-und Nordeuropas. – *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 22: 221–476.
- SEAWARD M.R.D. 1996: Checklist of Tunisian lichens. – *Boconea* 6: 115–148.
- SMITH, A. L. (ed.) 1926: A monograph of the British lichens. Bd II. London.
- STAFLEU, F.A. & Cowan, R.S. 1976: *Taxonomic literature*. 1 A–G. 2. Aufl. Utrecht.
- 1979: *Taxonomic literature*. 2 H–LE. 2. Aufl. Utrecht.
- 1981: *Taxonomic literature*. 3 Lh–O. 2. Aufl. Utrecht.
- 1983: *Taxonomic literature*. 4 P–Sak. 2. Aufl. Utrecht.
- 1985: *Taxonomic literature*. 5 Sal–Ste. 2. Aufl. Utrecht.
- 1986: *Taxonomic literature*. 6 Sti–Vay. 2. Aufl. Utrecht.
- 1988: *Taxonomic literature*. 7 W–Z. 2. Aufl. Utrecht.
- STAFLEU, F.A. & MENEGA, E.A. 1992: *Taxonomic literature*. Suppl. 2 Be–Bo. – *Regnum vegetabile* 130: 1–464.
- 1992: *Taxonomic literature*. Suppl. 1 A–Ba. – *Regnum vegetabile* 125: 1–453.
- STEIN, B. 1879: Flechten. – In: COHN, F. (ed.): *Kryptogamen-Flora von Schlesien*. 2 2. Breslau.
- STEINER, J. 1901: Über die Function und den systematischen Wert der Pycnoconidien der Flechten. – *Festschrift zur Feier des zweihundertjährigen Bestandes des k.k. Staatsgymnasiums im VIII. Bezirke Wiens*.
- 1911: Flechten aus dem italienisch-französischen Grenzgebiete und aus Mittelitalien. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 61: 29–64.
- SYDOW, P. 1887: *Die Flechten Deutschlands*. Berlin.
- THOMSON, J.W. & WEBER, W.A. 1992: Lichens collected on the arctic excursion of the 9th International Botanical Congress Montreal in 1959. – *Bryologist* 95(4): 392–405.
- TIBELL, L. 1981: Formation of spore ornamentation in two *Sphaerophorus* species. – *Nord. J. Bot.* 1: 333–340.

- TIMDAL, E. 1991: A Monograph of the genus *Toninia* Lecideaceae, Ascomycetes. – Opera Bot. 110: 1–137.
- TØNSBERG, T. 1992: The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway. – Sommerfeltia 14: 1–331.
- TRIEBEL, D. 1989: Lecideicole Ascomyceten. Eine Revision der obligat lichenicolen Ascomyceten auf lecideoiden Flechten. – Biblioth. Lichenol. 35: 1–278.
- TÜRK, R. & POELT, J. 1993: Bibliographie der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze in Österreich. – Biosystematics and Ecology Series 3: 1–168.
- VAINIO, E.A. 1883: Adjumenta ad lichenographiam Lapponiae fennicae atque Fenniae borealis. 2. – Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 10: 1–230.
- 1909: Lichenes in viciniis hibernae expeditionis Vegae prope pagum Pitlekai in Sibiria septentrionali a Dr. E. Almquist collecti. – Ark. Bot. 8(4): 1–175.
- 1934: Lichenographia Fennica IV. – Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 2: 1–531.
- VITIKAINEN, O. AHTI, T., KUUSININ, M., LOMMI, S. & ULVINEN, T. 1997: Checklist of lichens and allied fungi of Finland. – Norrlinia 6: 1–123.
- VOBIS, G. 1977: Studies on the germination of lichen conidia. – Lichenologist 9: 131–136.
- 1980: Bau und Entwicklung der Flechten-Pycnidien und ihrer Conidien. – Biblioth. Lichenol. 14: 1–142.
- & HAWKSWORTH, D.L. 1981: Conidial lichen-forming fungi. – In: COLE, G.T., KENDRICK, W.B. (ed.): Biology of conidial fungi. 1: 245–273. New York.
- WAHLENBERG, G. 1826: Flora suecica. Uppsala.
- WALTER, H., HARNICKELL, E. & MUELLER-DOMBOIS, D. 1975: Klimadiagramm-Karten. Stuttgart.
- WEBER, G.H. 1778: Spicilegium florae goettingensis. Gotha.
- WEI, J.C. 1991: An enumeration of lichens in China. – International Academic Publishers.
- WERNER, R.G. 1932: Contribution à la flore cryptogamique du Maroc. – Fsc. 5 Cavanillesia 5: 157–174.
- WIRTH, V. 1980: Flechtenflora. Ökologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. Stuttgart.
- 1983: Phytosoziologie, Ökologie und Systematik bei Flechten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 96: 103–115.
- 1994: Checkliste der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., A, 517: 1–63.
- 1995: Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart.
- ZAHLEBRUCKNER, A. 1921–1922: Catalogus lichenum universalis. Bd. I. Leipzig.
- 1922–1924: Catalogus lichenum universalis. Bd. II. Leipzig.
- 1924–1925: Catalogus lichenum universalis. Bd. III. Leipzig.
- 1926–1927: Catalogus lichenum universalis. Bd. IV. Leipzig.
- 1927–1928: Catalogus lichenum universalis. Bd. V. Leipzig.
- 1929–1930: Catalogus lichenum universalis. Bd. VI. Leipzig.
- 1930–1931: Catalogus lichenum universalis. Bd. VII. Leipzig.
- 1931–1932: Catalogus lichenum universalis. Bd. VIII. Leipzig.
- 1933–1934: Catalogus lichenum universalis. Bd. IX. Leipzig.
- 1938–1940: Catalogus lichenum universalis. Bd. X. Leipzig.
- ZWACKH, W. 1862: Enumeratio Lichenum Florae Heidelbergensi, Fortsetzung. – Flora 45: 518–527.